

SÉRIE A, N° 4010

N° D'ORDRE

4861

Sorbonne
108

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel THELLIER

PREMIÈRE THÈSE

Contribution

à l'étude de la nutrition en bore des végétaux

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 6 février 1963 devant la Commission d'examen

MM. CHOUARD

Président

ULRICH

HELLER

Examineurs

SÉRIE A, N° 4010

N° D'ORDRE

4861

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Michel THELLIER

PREMIÈRE THÈSE

Contribution

à l'étude de la nutrition en bore des végétaux

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 6 février 1963 devant la Commission d'examen

MM. CHOUARD

Président

ULRICH

HELLER

} Examinateurs



PROFESSEURS

Doyen ZAMANSKY

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure	Mme LELONG	T Mathématiques (E.N.S.)
DE BROGLIE	T Théories physiques	REBLAIR	T Géologie (S.P.C.N.)
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées	COTTE	T Physique électricité
GRASSE	T Evolution des êtres organisés	DUBOIS J.E.	T Chimie organique
PREVOST	T Chimie organique	LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.)
CHAUDRON	T Chimie appliquée	MICHEL A.	T Chimie Minérale (Orsay)
WYART	T Minéralogie et Cristal.	OLMER	T Énergétique générale
TESSIER	T Zoologie	ROUAULT	T Électricité (Orsay)
MANGENOT	T Biologie Vég. (Orsay)	GAUTHIER	T Mécanique appliquée
AUGER	T Physique quantique et Relativité	BARCHIEWITZ	T Chimie Physique
MONNIER	T Physiologie Générale	BROSSEL	T Physique atomique
PIVETEAU	T Paléontologie	BUSER	T Physiologie comparée
ROCARD	T Physique (E.N.S.)	CAMUS	T Physiologie Vég. BMPV
CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.)	CASTAINO	T Physique (Orsay)
LAFFITTE	T Chimie générale	CURIEN	T Minéralo. et Cristallog.
FAVARD	T Géométrie supérieure	MOYSE	T Physiologie Vég. (Orsay)
COULOMB	T Physique du Globe	NOIROT	T Evolution des Etres Org.
Mlle COUSIN	T Biologie Animale (SPCN)	PANNETIER	T Chimie générale (Orsay)
CHRETIEN	T Chimie minérale	POSSOMPS	T Zoologie
DRACH	T Zoologie	PULLMANN	T Chimie théorique
KASTLER	T Physique (E.N.S.)	TEILLAC	T Physique Nucl. et Radio-activité
EPHRISSI	T Génétique	TONNELAT	T Biologie Physico-chim.
RIVIERE	T Géologie SPCN et sédim.	VILLE	T Économetrie
GAUTHERET	T Biologie Vég. (P.C.B.)	WILLEMART	T Chimie (P.C.B.)
LUCAS R.	T Recherches Physiques	DODE	T Chimie (Orsay)
THOMAS A.	T Biologie cellulaire	FREYMANN	T Recherches Physiques
ARNULF	T Optique appliquée	GUINCHET	T Biol. Vég. SPCN (Orsay)
MORAND	T Physique Enseignement	ROLLET	T Chimie (P.C.B.)
SOLEILLET	T Physique (P.C.B.)	Mlle JOSIEH	T Chimie S.P.C.N.
FORTIER	T Mécanique exp. des Fluides	CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et théorie des groupes
DANJON	T Astronomie	ARNOULT	T Electronique (Orsay)
PETIT	T Biologie maritime	CHAPELLE	T Physique (Orsay)
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique	DELANGE	T Mathématiques (Orsay)
GALLIEN	T Embryologie	DENY	T Mathématiques Gén. Orsay
EICHGORN	T Botanique	GERMAIN	T Mécan. théor. des fluides
DE CUGNAC	T Biologie Végétale (SPCN)	LUCAS G.	T Géologie
Mlle CAUCHOIS	T Chimie Physique	ALLARD	T Chimie Physique
THELLIER	T Physique du Globe	BERTHELOT	T Phys. Fondamentale des Hautes Energies (Orsay)
L'HERITIER	T Biologie Générale (Orsay)	BRICART	T Météorologie et phys. de l'atmosphère.
GRIVET	T Radioélectricité (Orsay)	Mme ALBE-FESSARD	T Psychophysiologie
PONCIN	T Mécanique Générale	FRIEDEL	T Physique des Solides (Ors)
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des Nombres	M. JULIA	T Etudes des Moléculaires naturelles complexes
QUELET	T Chimie Organique	LENDER	T Biol. Animale (SPCN) Orsay
CAGNIARD	T Géophysique appliquée	MAGAT	T Physico-chimie des radioéléments
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire	Mlle QUINTIN	T Electrochimie
CUVILLIER	T Micropaléontologie	MONOD	T Chimie du métabolisme
JUNG	T Pétrographie	BENOIT	T Physiol. Anim. (Orsay)
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique	DE POSSEL	T Analyse numérique
WEMANN	T Chimie organique et struc.	CHARLOT	T Chimie analytique
JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay)	HAUSSINSKY	T Radiochimie
VASSY	T Physique de l'atmosphère	LEMEE	T Physiol. Vég. BMPV (Orsay)
DESTOUCHES	T Théories Physiques	GUERIN	T Chimie M.P.C. (Orsay)
AMIEL	T Chimie générale	CHATELET M.	T Chimie (P.C.B.)
HOCART	T Minéralogie et Cristallog.	JEAN	T Physique Nucléaire (Orsay)
J.P. MATHIEU	T Physique (Optique)	MATTLER	T Physique S.P.C.N.
COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.)	MICHEL L.	T Phys. Théor. des Htes Energies (Orsay)
MAY	T Zoologie (Orsay)	BERGERARD	T Zoologie (Orsay)
CHIOQUET	T Théorie des fonctions et Topologie	BERTIN	T Electronique (Orsay)
FELDMANN	T Biologie Végétale marine	BOUSSIÈRES	T Chimie des Radioéléments (Orsay)
GUINER	T Physique des Solides (Orsay)	Mme COUTURE	T Thermodynamique et Méc. Physique
JOST	T Physiologie comparée	ELLENBERGER	T Géologie appl. s/le terr.
FORTET	T Calcul des Probabilités et Physique mathématique	FRANC	T Biol. Animale (P.C.B.)
SCHWARTZ	T Calcul diff. et intégral	SCHNELL	T Botanique tropicale (Orsay)
CHOUARD	T Physiologie Végétale	STOLKOWSKI	T Physiologie générale
MALAYARD	T Aviation (Techn. Aéronaut.)	ACHER	T Chimie Biol. (Orsay)
BRILOT	T Calcul diff. et intégral.	BAUDON	T Biologie animale P.C.B.
NORMANT	T Synthèse organique générale	BEAUMONT	T Biologie animale SPCN
BENARD	T Chimie Minérale	BLAMONT	T Géophysique Ionosphère
BUVAT	T Botanique (E.N.S.)	BOURREAU	T Botanique
DUGUE	T Statistiques Mathématiques	CURIE D.	T Physique (M.G.P.)
SOULAIRAC	T Psychophysiologie	DURAND-DELGA	T Géologie
ULIUCHI	T Physiologie Végétale	FRSON	T Chimie organique (Orsay)
MARECHAL	T Optique théorique et Appl.	HELLER	T Physiologie végétale
KIRRMANN	T Théories Chimiques	TORTRAT	T Calcul des Probabilités
CHADEFAUD	T Botanique	CALLEUX	T Géologie (S.P.C.N.)
Mlle LE BRETON	T Physiologie de la nutri.	MAGNAN	T Physique (S.P.C.N.)
SALEM	T Mathématiques générales	DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appl. à la Chim. Théor. et à la Phys. Nucléaire
LELONG	T Appl. de l'analyse à la géométrie	Mlle FOURCHOY	T Biol. Végétale (SPCN)
DEVILLERS	T Anatomie et Histologie Comp.	Mme CHIOQUET-BRUHAT	T Méc. Analytique et Méc. céleste
EHRESMANN	T Topologie Algébrique	Mlle VEIL	T Physiologie Générale
FRANCON	T Physique (S.P.C.N.)	LWOF	T Microbiologie
GLANGEAUD	T Géographie phys. et Géologie dynamique	SESTRUNCK	T Méc. Phys. et Expérim.
GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.)	LACOMBE	T Métallur. des métaux Nucl.
PISOT	T Tech. Mathém. de la Phys.	BRIOCHARD	T Physique P.C.B. (Orsay)
ROCH	T Géologie	CABANNES	T Mécanique générale
SCHATZMAN	T Astrophysique	LESEUR	T Mathématiques MPC (Orsay)
TERMIER	T Paléontologie stratig.	MAZET	T Mécanique générale (Orsay)
ZAMANSKY	T Mathématiques générales	CAIRE	T Géographie phys. et Géol. Dynamique
LENNUIER	T Physique (M.G.P.)	COMOLET	T Mécanique des Fluides
RIZET	T Génétique (Orsay)	CORABEUF	T Physiologie Animale
ROUTHIER	T Géologie appliquée	DELLOU	T Physique de l'exosphère
Mme TONNELAT	T Physique Théorique	GORENFLOT	T Botanique II (Orsay)
DIXMIER	T Mathématiques (M.P.C.)	HOULLON	T Biologie Animale P.C.B.
SOUCHAY	T Chimie générale	JULIEN J.	T Chimie P.C.B.
AIGRAIN	T Electrotechnique gén.	MILGRANGE	T Tech. Math. de la Phys.
BRUSSET	T Chimie systématique	OLIVIER	T Antropologie
M. LEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay)	NOZERAN	T Botanique II (Orsay)
Mme CHAIX	T Chimie biologique	BLANC-JAPIERRE	T Physique ENS. (Orsay)
Mme HUREL-PY	T Biologie Végétale (PCB)	CHEVAUOEN	T Botanique (Orsay)
PIAUX	T Chimie (M.P.C.)	KARANE	T Mathématiques (Orsay)
BRUN	T Mécan. théorique des Fluides	SAMUEL	T Mathématiques ENS féminine
LEDERER	T Chimie biologique	KOURGANOFF	T Astronomie (Orsay)
Mme DUBREIL	T Mathém. (Agrégation)	THIRY	T Mécanique céleste

INTRODUCTION

Très voisin, dans le groupe des métalloïdes, du carbone et du silicium qui sont chacun la base de toute une chimie, le bore pouvait être considéré à priori comme un élément intéressant ; il n'est cependant entré qu'assez tard dans les préoccupations des physiologistes, voici maintenant un demi-siècle.

Mais, depuis qu'en 1910 Agulhon lui consacra sa thèse de doctorat, l'intérêt manifesté à l'égard de cet élément n'a cessé de croître ; ce fut en grande partie sous l'impulsion des agronomes qui, par l'emploi rationnel de fumures boratées, réussirent à augmenter le rendement de bien des cultures déficientes. Pour spectaculaires qu'ils soient, ces résultats ne doivent cependant pas faire oublier les recherches fondamentales consacrées à la détermination du rôle biologique exact de ce métalloïde.

Un grand nombre de ces études, essentiellement chimiques, traitèrent de la distribution du bore chez les êtres vivants : les auteurs comparèrent les teneurs en bore des tissus entre différentes espèces, entre divers individus d'une même espèce et entre les organes d'un même individu, et ils envisagèrent l'action des facteurs du milieu sur cette répartition ; mais, faute d'une méthode quantitative de microlocalisation, ils ne purent donner leurs résultats que sous forme de taux moyens, dans un tissu, ou dans une population jugée suffisamment homogène. Aussi l'on ne dispose pas de données sur la distribution fine du bore dans les tissus (de cellule à cellule, du protoplasme à la membrane pour une cellule bien déterminée, etc.) ; et, de plus, l'absence d'un isotope radioactif utilisable a fait que les mesures d'absorption, d'excrétion et de migration du bore dans les plantes n'ont pu être exprimées qu'en valeurs globales et non en quantités effectivement entrées et sorties.

D'autres expériences ont été effectuées pour étudier les modifications induites par des variations dans la teneur en bore du milieu nutritif : modifications morphologiques en général, et parfois physiologiques ou biochimiques ; mais, parmi tous les troubles observés, il reste bien difficile de déterminer ceux qui dépendent directement de l'alimentation en bore et ceux qui ne sont qu'une manifestation secondaire de ces derniers. Par ailleurs, si les auteurs se sont généralement accordés à trouver au bore une influence sur les phénomènes de croissance, ils n'ont pas toujours indiqué clairement si cette intervention se faisait uniquement lors du développement d'un tissu jeune mais déjà existant, ou si elle contrôlait également la formation des ébauches.

Enfin, la plupart des essais effectués ont été consacrés à l'étude des Angiospermes, et seulement quelques-uns à celle des autres groupes d'êtres vivants ; ceci limite évidemment beaucoup la généralité des tentatives d'interprétation.

Une étude plus complète des résultats acquis par les chercheurs qui m'ont précédé sera réalisée dans l'historique ; ce rapide tour d'horizon nous permet cependant de comprendre, dès maintenant, que l'élaboration d'une théorie globale sur le rôle du bore ne peut être envisagée avant que ne soient obtenus quelques résultats complémentaires. C'est ce que je me suis efforcé de faire ici en mettant en oeuvre une technique de microdétection du bore basée sur son activation par les neutrons en présence d'une émulsion nucléaire, en m'attachant à distinguer ce qui concerne la croissance et l'initiation des organes dans l'action du bore sur les processus vitaux, et en utilisant des espèces végétales variées comme sujets d'expérience.

Aussi, après une première partie consacrée aux techniques mises en jeu, nous étudierons successivement, dans la deuxième partie, les points suivants :

1 - Répartition et localisation du bore chez les êtres vivants ; emploi de l'isotope stable ^{10}B comme traceur.

2 - Besoins en bore de différents groupes de végétaux, Cryptogames et Phanérogames.

3 - Etude expérimentale de quelques théories interprétatives du rôle du bore.

°

° °

Ces recherches ont été conduites au Laboratoire de Physiologie végétale de la Faculté des Sciences de Paris où M. le Professeur Chouard, directeur du Laboratoire, m'a donné de très larges possibilités de travail et m'a constamment guidé : je tiens à l'en remercier bien vivement.

J'éprouve également une grande reconnaissance à l'égard de M. le Professeur Ulrich qui m'a prodigué ses conseils et a bien voulu mettre à ma disposition les importantes ressources de son Laboratoire de Bellevue.

M. le Professeur Heller, spécialiste de la nutrition minérale, a dépensé beaucoup de son temps à discuter avec moi chaque étape de mon travail, et ses critiques constructives m'ont été très précieuses lors de la mise en forme de ce mémoire : qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma gratitude.

Je dois beaucoup aussi aux autres Professeurs de Physiologie végétale de la Sorbonne, MM. Camus, Moyse et Lemée, pour leur enseignement que j'ai suivi et leurs précieux conseils.

Je remercie encore les chercheurs du "Laboratoire des réactions nucléaires à moyennes énergies" de Saclay : c'est sous la direction de Mme Faraggi et en collaboration avec Mme Garin, en effet, que j'ai pu appliquer à la microdétection du bore chez les végétaux les possibilités offertes par les bombardements de neutrons.

Bien des Professeurs, Chefs de service et leurs collaborateurs de départements voisins se sont intéressés à mon travail en me prodiguant aide et conseils ; s'il ne m'est pas possible de les citer tous ici, comme il conviendrait, je tiens cependant à dire combien vive est ma reconnaissance à leur égard.

J'ai plaisir enfin à remercier mes camarades de laboratoire pour l'atmosphère de sympathie et d'aide mutuelle dans laquelle ils m'ont permis de travailler, et tous spécialement Melle Le Guiel dont le dévouement constant m'a été extrêmement précieux.

HISTORIQUE

Le nombre et la diversité des travaux effectués ne permettent pas un exposé chronologique des résultats obtenus ; aussi irons-nous du simple au complexe en étudiant successivement la distribution du bore chez les êtres vivants, sa signification dans le cadre de la nutrition minérale, et enfin les hypothèses proposées pour expliquer le mécanisme de son intervention.

I - DISTRIBUTION DU BORE CHEZ LES ETRES VIVANTS.

Dès 1895, Jay et Dupasquier, puis Jay (1896), parvinrent à détecter la présence de bore dans quelques échantillons (Cresson alénois, vin, et urine de quelques mammifères) ; et quelques années plus tard (Agulhon, 1910 ; G. Bertrand et Agulhon, 1912 et 1913 a et b) le bore était reconnu présent dans tous les tissus végétaux ou animaux analysés.

Ces constatations qualitatives furent bientôt complétées par des résultats quantitatifs que nous examinerons maintenant ; et, pour faciliter les comparaisons, toutes les concentrations mesurées par les différents auteurs seront exprimées ici dans la même unité, la "p.p.m." ou "partie par million de parties de matière sèche".

A - DISTRIBUTION DU BORE CHEZ LES ANIMAUX ET LES CRYPTOGRAMES.

Il n'a été effectué, au sujet de ces deux groupes d'êtres vivants, qu'un nombre très restreint de travaux.

a) Les animaux.

Les animaux sont toujours très pauvres en bore ; et, d'après G. Bertrand et Agulhon (1913-a), les teneurs moyennes des différentes espèces vont de 0,01 p.p.m. à quelques p.p.m. seulement. On rencontre (G. Bertrand et Agulhon, 1912 et 1913-a) les tissus à teneurs les plus élevées spécialement dans les formations dermiques et épidermiques : poils et cornes des mammifères, plumes des oiseaux, écailles des reptiles et des poissons, carapaces des crustacés. Dans le lait et le blanc d'oeuf (G. Bertrand et al, 1912, 1913-b) les doses de bore sont assez importantes, mais ce bore n'est pas lié aux protéines et paraît constitué uniquement de borates dissous ; par ailleurs (Hove, Elvehjem et Hart 1939) la teneur en bore du lait dépend étroitement de l'alimentation : elle a pu être décuplée chez une vache dont les aliments étaient enrichis en acide borique. Les glandes génitales, chez la Langouste et l'Etoile de mer, ne contiennent pas plus de bore que les tissus voisins (G. Bertrand et Agulhon, 1912, 1913-a) ; chez un Cobaye nouveau né, les mêmes auteurs ont retrouvé des doses de bore un peu supérieures à celles que l'on rencontre habituellement chez les animaux, mais l'absence

d'un dosage témoin sur les tissus maternels empêche de conclure avec certitude à une éventuelle accumulation de bore dans les tissus jeunes. Notons enfin que Edwards (1956) a constaté, chez des souris cancéreuses recevant une injection massive d'acide borique, que le bore s'accumulait dans les cellules tumorales beaucoup plus que dans les tissus sains adjacents ; mais ceci n'est peut-être qu'une manifestation particulière du pouvoir d'accumulation des cellules cancéreuses pour de nombreux éléments.

b) Les Cryptogames.

Les algues marines sont riches : elles peuvent contenir plus de 150 p. p.m. (Agulhon 1910, Otting 1951) ; ceci provient sans doute pour une part de la richesse en bore de l'eau de mer (0,44 mg/l. d'après Gast et Thompson, 1958) et peut-être aussi d'une capacité d'accumulation du bore par les algues un peu analogue à celle qu'elles présentent vis-à-vis de l'iode. Pour tous les autres embranchements de cryptogames les données sont encore à peu près inexistantes à ma connaissance : seul Agulhon (1910, a) signale 60 p.p.m. chez une fougère (*pteris aquilina*) et, sans autre précision quantitative, une "teneur voisine" pour les champignons de couche.

B - DISTRIBUTION DU BORE CHEZ LES PHANEROGAMES.

Les auteurs, en réalité, se sont surtout intéressés aux angiospermes ; mais quelques résultats, dus en particulier à Agulhon (1910) montrent que les gymnospermes ont sensiblement le même comportement vis-à-vis du bore, et peuvent donc être étudiés en même temps.

1/ Répartition du bore entre les espèces.

Dès 1910, Agulhon constatait que les espèces annuelles étaient en général moins riches que les plantes vivaces ligneuses ; mais il fallut attendre les recherches extensives de G. Bertrand et ses collaborateurs, Silberstein et de Waal (1936, 1937, 1940 b), confirmées par celles de Löhnis (1937) pour pouvoir conclure de façon précise : les monocotylédones, et plus spécialement les graminées, sont généralement pauvres (2,3 à 11,4 p.p.m.) alors que les dicotylédones, et surtout les crucifères et les papilionacées, sont nettement plus riches (8 à 95 p.p.m.) ; ceci conduisit ces auteurs à envisager une relation entre la teneur en bore et la lignification.

Il existe cependant à la règle de G. Bertrand bien des exceptions : près de 1 600 p.p.m. pour un ray-grass par exemple (Luccheti cité par Dennis, 1940, 1941) ; et des espèces très éloignées dans la classification ont parfois des teneurs en bore voisines, alors que, réciproquement, des variétés d'une même espèce présentent des différences de teneur appréciables, allant du simple au double (Yamagushi et Minges, 1956).

2/ Teneurs comparées des différentes parties d'une plante.

Nombreux sont les chercheurs qui s'intéressèrent à ce problème, établissant des comparaisons d'un organe à l'autre, ou, à l'intérieur d'un même organe, d'un fragment à l'autre : Agulhon (1910, a), G. Bertrand et al (1938, 1940 a), Bobko et Zerling (1938), Clulo et Berg (1949), Marocke (1953), Otting (1951) et aussi Mac Lean et Hughes, Scofield et Wilcox, Ferguson et Wright (cités par Gauch et Dugger, 1954), etc. Quelques expériences furent même tentées pour étudier la répartition du bore entre les divers constituants cellulaires ou entre les différents composés organiques qui constituent les tissus vivants. Nous examinerons rapidement toutes ces données.

a) Distribution du bore entre organes ou fragments d'organes.

Les fleurs, les feuilles et éventuellement l'écorce et le bois des espèces arborescentes sont caractérisés par des concentrations élevées, le maximum étant atteint dans l'un ou l'autre de ces tissus selon les cas. Les autres organes, et en particulier les racines, sont plus pauvres sauf s'il s'agit de racines tubérisées, toujours très riches (Dennis, 1940-1941). Parmi les feuilles, ce sont généralement les plus jeunes, et surtout les bourgeons, qui contiennent le plus de bore (G. Bertrand et al, 1939 a, 1939 b, 1940 a ; Mac Clung et Lott, 1956 ; Scott, 1944) ; quelques auteurs, il est vrai, ont trouvé l'inverse (Marocke, 1953, Maynard, Gersten et Michelson, 1959), mais nous aurons l'occasion de voir plus loin qu'il s'agit là d'un effet secondaire dû à une trop grande richesse en bore du milieu nutritif. Il semble donc que la teneur de parties jeunes, en voie de croissance active, soit toujours un plus plus grande que celle des organes voisins.

Les recherches menées sur des fractions plus fines ont pleinement confirmé cette constatation : dans la fleur (G. Bertrand et al, 1938, 1940 a ; Bobko et Zerling, 1938), les plus fortes doses sont localisées dans les parties actives, filets, anthères, style, stigmate et surtout pollen ; dans la graine, généralement plus pauvre d'ailleurs que la plante entière correspondante (20 p.p.m. au maximum d'après G. Bertrand et al, 1941 et 1958), ce sont les téguments et la plantule, surtout à son extrémité gemmulaire, qui contiennent les quantités les plus grandes (G. Bertrand et al, 1942) ; dans la feuille, enfin, les extrémités sont légèrement plus riches que le reste du limbe (G. Bertrand et al, 1940 a).

b) Répartition du bore entre les constituants cellulaires.

Selon Smith (1944), il y a 50 % au moins du bore des feuilles dans les membranes ou les substances intercellulaires ; Otting (1951) constate une légère accumulation dans les chloroplastes ; Skok et Mac Ilrath (1957, 1958) estiment enfin qu'aucune fraction n'est beaucoup plus riche ou pauvre que les autres : tout au plus notent-ils une petite dominance dans les noyaux et les plastes par comparaison avec les mitochondries et les microsomes. Ces résultats sont donc assez divergents, et leurs contradictions restent à expliquer.

c) Recherche de composés organiques naturels contenant du bore .

Les travaux effectués n'ont guère donné encore que des résultats négatifs : en 1945 (a) Winfield ne parvint pas à isoler de complexes renfermant du bore à partir des plantes et, six ans plus tard (Robertson, 1951) aucun progrès ne semble avoir été fait dans cette voie. Nouvel échec en 1952 , Levitt et Todd trouvent du fer, du cuivre, du zinc et du manganèse dans des protéines isolées de pommes de terre, mais pas de bore ; et, en 1957, aucun complexe naturel bore-sucre n'a pu être encore isolé (Gauch).

Un seul résultat encourageant est donné par Skok et Mac Ilrath en 1958 : après avoir éliminé par une très forte centrifugation (100 000 g) le bore éventuellement rattaché à des particules sur un broyat de feuilles de "Soleil", ils montrent qu'une partie seulement du bore contenu dans le surnageant est dialysable, le reste devant donc se trouver rattaché à de grosses molécules organiques, vraisemblablement glucides ou protéines. Ils n'ont malheureusement pas encore réussi à isoler le complexe éventuel.

3/ Influence de la teneur en bore du milieu nutritif.

a) Bore total dans la plante.

Les tissus d'une plante contiennent d'autant plus de bore que la concentration de cet élément est grande dans le milieu nutritif (Amberger et

Frömel, 1957 ; Dible et Berger, 1952 ; Frömel et Amberger, 1957 ; Kofranek, Lunt et Kohl, 1956 et 1957 ; Kohl, Lunt et Kofranek, 1958 ; Lingle et Carolus, 1956 ; Merrill, Potter et Brown, 1956 ; Page et Paden, 1949 ; Taper, Murray et Kennedy, 1957 ; Tavernier et Jacquin, 1949 ; Thompson et Monk, 1956). Cependant, il n'existe une relation de véritable proportionnalité entre les teneurs du milieu et de la plante que dans un domaine de concentration assez limité, au-delà duquel la courbe représentative tend à être en palier (Clulo et Berg, 1949, Piland, Ireland et Reisenaver, 1944). De plus, à l'intérieur d'une même plante, chaque organe réagit d'une façon particulière et les différentes parties atteignent ainsi des maximums de concentration bien distincts : chez le Radis, les racines s'enrichissent beaucoup moins vite que les parties aériennes (Wolf, cité par Dennis, 1942) ; chez le Pommier, un même apport de bore élève de 400 % la teneur des fruits et de 140 à 200 % seulement celle des feuilles voisines (Burrell, Boynton et Crowe, 1956) ; chez le Trèfle, Montgomery (1951) parvient à faire passer la concentration dans les pousses de 16 à 174 p.p.m., alors que la même modification de milieu ne provoque qu'une variation de 36 à 76 p.p.m. dans les inflorescences ; enfin, sur un milieu trop riche en bore, ce sont les feuilles adultes qui subissent les accroissements les plus considérables alors que la teneur des feuilles jeunes n'est que faiblement modifiée (Kohl et al, 1956 ; Kofranek et al, 1957 ; Scott, 1944) ; et ceci explique en particulier les résultats contradictoires observés au paragraphe précédent.

b) Bore dialysable et non dialysable.

Chez *Helianthus annuus*, après broyage des tissus et centrifugation, la fraction dialysable du bore représente à peu près 75 % du bore total du surnageant pour les plantes cultivées sur un milieu complet (Skok et Mac Ilrath, 1958). Chez les sujets carencés, la teneur en bore dialysable diminue d'autant plus que la carence est intense, alors que la teneur en bore non dialysable reste pratiquement inchangée ; toutefois, les résultats ne sont pas tout à fait identiques selon que l'on s'adresse à des tissus jeunes (feuilles jeunes, bourgeons) dont la teneur en bore dialysable peut s'abaisser jusqu'à zéro (Skok et Mac Ilrath, 1958), ou à des tissus adultes chez lesquels elle ne peut jamais s'annuler complètement (Mac Ilrath, inédit). Il semble donc (Mac Ilrath, inédit) que ce soit la forme dialysable qui représente la forme fonctionnelle du bore, au moins en ce qui concerne la croissance des feuilles et des tiges ; quant à la forme non dialysable, elle paraît être suffisamment bien liée pour n'être pas réutilisable, même dans les cas de carence les plus graves.

4/ Influence des diverses caractéristiques du milieu.

Certaines caractéristiques du milieu nutritif, quoique semblant à priori tout à fait étrangères au bore, peuvent cependant en modifier la teneur dans les tissus. L'excès de quelques autres éléments a, en particulier, été mis en cause : une forte teneur en calcium diminue la quantité de bore soluble et total dans les tissus (Reeve et Shive, 1944), alors qu'un excès de potassium ou de sodium l'augmente au contraire (Reeve et Shive, 1944 ; Lingle et Carolus, 1956).

La teneur en bore des tissus dépendrait encore du pH (F.W. Smith, 1948) et même de l'humidité : d'après Dible et Berger (1952) et Hobbs et Bertramson (1950), les périodes de grande sécheresse seraient associées, en effet, à une baisse significative de la teneur en bore des végétaux.

5/ Variations saisonnières.

Quelques auteurs, à la suite de Clulo et Berg (1949) reconnaissent que le contenu en bore des plantes subit des fluctuations saisonnières : augmentation régulière pendant le printemps et l'été, stabilisation en fin de saison

et légère diminution à la fin de l'hiver (Bradford et Harding, 1957 ; Labanauskas, Jones et Embleton, 1959, a et b ; Mac Clung et Lott, 1956) ; ceci conduirait à envisager l'existence d'une exsorption de bore pendant certaines périodes ; selon Labanauskas et al (1959, a et b) il s'agirait plutôt, tout au moins chez le Houblon, d'une redistribution entre parties souterraines et aériennes ; encore cela n'est-il pas tout à fait certain car Cripps (1956), travaillant sur le même végétal, nie qu'il puisse y avoir des échanges de bore entre les feuilles et la souche au moment du bourgeonnement. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce problème de l'existence d'un transport de bore entre les différents organes d'une même plante.

6/ Relations avec certains troubles du développement.

Des analyses effectuées sur des cultures malades permirent de faire une constatation importante : certains troubles, bien caractéristiques (apparition de zones subéreuses dans les fruits et les tubercules, malformation des feuilles, réduction générale de la croissance et parfois nécrose des apex), sont associés à une faible teneur en bore des tissus : moins de 8 p.p.m. pour le Céleri (Yamagushi, Minges et Knott, 1957), de 12 p.p.m. pour l'Oranger (Bradford et Harding, 1957), de 13 p.p.m. pour le Pommier (Burrell, Boynton et Crowe, 1956), de 20 p.p.m. pour la Betterave, et de 15 à 26 p.p.m. pour la Luzerne (Aulette et Lachance, 1954 ; Wallace et Bear, 1949).

D'autres malformations (brûlure des bouts des feuilles, blocage de la croissance) sont au contraire le signe d'une teneur très élevée : plus de 200 p.p.m. pour la Luzerne (Wallace et Bear 1949), de 380 p.p.m. pour le Glafeul (Kofranek et al, 1957), de 750 p.p.m. pour la Reine-Marguerite (Kohl et al, 1957).

Rien évidemment ne nous permet encore de dire si ces concentrations anormales sont la cause ou la conséquence des troubles observés, mais c'est du moins un nouvel indice d'une association probable entre le bore et les phénomènes de croissance.

II - IMPORTANCE DU BORE DANS LA NUTRITION MINERALE

Ici encore, la majorité des travaux a été consacrée aux phanérogames angiospermes ; quelques-uns cependant traitent des animaux, des bactéries, des champignons et des algues : nous les examinerons tout d'abord.

A - CAS DES ORGANISMES NON ANGIOSPERMES

1/ Utilité du bore pour les animaux.

Deux publications seulement font état d'une certaine utilité du bore dans la nutrition des animaux comme antipathogène, d'après Hardcastle et Foster (1944) (il augmenterait la résistance des poulets à l'infection par *Eimeria tenella* à la dose de 0,3 % en borax) et, comme régulateur du métabolisme du glycérogène et des graisses chez le Rat atteint d'une carence en potassium (Skinner et Mac Hargue, 1945). Mais, à l'inverse de ces deux derniers auteurs, Follis (1947) n'observe aucune modification de croissance ou de durée de survie à la suite d'un apport de bore à des rats carencés en potassium. De même aucune influence de cet élément n'a été constatée sur le métabolisme des sucres chez le Lapin (Berenshtein et Glushakov, 1940) ou sur la teneur en glutathion et catalase chez le Chien (Dougalev, 1940).

Quelques auteurs (Hove, Elvehjem et Hart, 1939 ; Orent-Keiles, 1940 ; Teresi, Hove, Elvehjem et Hart, 1944) ont essayé de réaliser des rations carencées en bore pour alimenter de jeunes rats : ils ne purent observer aucune modification de leur croissance ; mais cela ne suffit pas à démontrer que le bore n'est pas utile aux animaux car, en raison de la difficulté qui existe pour l'éliminer des rations sans risquer de modifier trop profondément la composition chimique des aliments, les teneurs en bore atteintes n'ont jamais été très basses : 0,163 p.p.m. (Orent-Keiles, 1940), 0,155 p.p.m. (Teresi et al, 1944) ; et cela, nous le verrons, représente à peu près l'optimum pour la croissance des végétaux.

La solution consisterait évidemment à effectuer des cultures de tissus animaux sur un milieu entièrement artificiel ; il semble que les difficultés techniques d'une telle expérience soient encore restées insurmontables, mais des travaux menés actuellement chez le Professeur White donnent l'espoir d'une possibilité de réalisation prochaine.

2/ Utilité du bore pour les Bactéries.

L'utilité du bore pour les Bactéries, et plus généralement pour les micro-organismes du sol, reste contestée : en particulier il fut impossible à Dastur et Singh (1953) d'élever le taux d'oxydation des matières organiques et la fixation d'azote en enrichissant en bore un sol alcalin, pauvre en bore utilisable ; et, la même année, Gerretsen ne parvint pas plus à démontrer l'existence d'une influence quelconque de cet élément sur le développement du *Rhizobium* in vitro.

Cependant, il semble bien que, dans un cas au moins, celui d'*Azotobacter chroococcum*, le bore joue un rôle fondamental ; en effet, Voicu (1924), Herzinger (1940) (cité par Gerretsen et al, 1954), Jordan et Anderson (1950) et enfin Gerretsen et de Hoop (1954) s'accordent à reconnaître sa sensibilité au bore, notamment en ce qui concerne la fixation de l'azote ; pour les deux derniers auteurs le bore serait même indispensable, et 2 p.p.m. représenteraient la concentration optimum pour un milieu nutritif artificiel liquide ; cet élément interviendrait également sur la multiplication, l'émission de gaz carbonique et la pigmentation de la Bactérie.

Par ailleurs, Rosenberg (1946 et 1948) lève une inhibition due au malonate par un apport de mésosinositol ou de bore sur *Clostridium saccharobutyricum*.

3/ Utilité du bore pour les Champignons.

Selon la plupart des auteurs, le bore n'est pas indispensable aux moisissures (Lavollay 1956) ; et dans le cas de *Sterigmatocystis nigra* par exemple, Agulhon (1910), Boseken et Watermann (1912) et Steinberg (1945) ne trouvent pour le bore qu'un effet nul ou même dépressif ; cependant Cusamano (1925) note au contraire un effet favorisant pour les doses inférieures à 100 p.p.m.

Sur la Levure de bière, Agulhon (1910) ne reconnaît au bore aucune influence stimulante. Mais, à la concentration de 3 p.p.m., cet élément se révèle favorisant pour la croissance de *Penicillium chrysogenum* et de *Trichoderma viride* (Edson, Novak et Smith, 1950).

4/ Utilité du bore pour les Algues.

Le bore est inclus par routine dans les milieux nutritifs d'algues (Krauss et Thomas, 1954 ; Krauss, 1958) ; mais certains auteurs contestent son utilité (Stegmann, cité par Krauss, 1958).

Pour la Chlorelle, Gerretsen et de Hoop (1954) n'observent aucune influence favorable du bore, alors que Herzinger (cité par Gerretsen et al, 1954), Geigel (cité par Krauss, 1958) et Mac Ilrath et Skok (1957-1958) notent une stimulation ; la carence semble d'ailleurs affecter la croissance en volume et en masse des cellules beaucoup plus que la fréquence des mitoses ; et le simple fait de cultiver des chlorelles, placées sur un milieu carencé, à l'intérieur de récipients de pyrex, suffit à rendre normal le taux de division, mais non la taille des cellules filles obtenues (Mac Ilrath et Skok, 1958). Toutefois, les optimums éventuels de concentration admis par les divers auteurs ne sont pas très concordants : 10 p.p.m. pour *Chlorella chlamydomonas* et *humicolum* d'après Herzinger, et 0,5 p.p.m. seulement pour *Chlorella vulgaris* d'après Mac Ilrath et Skok.

Les Diatomées paraissent, d'après Herzinger (cité par Krauss, 1958), avoir de faibles besoins en bore, ainsi que diverses algues marines (Henkel, 1952) et notamment *Ulva* (Suneson, cité par Krauss, 1958).

Le cas un peu particulier des algues bleues, plus précisément de *Nostoc muscorum*, a été étudié par Eyster (1952 et 1958) : les algues carencées se chlorosent lentement et sont complètement blanches au bout de huit semaines, mais la vitesse de division ne varie qu'assez peu. La concentration optimum est de 0,1 p.p.m.

B - CAS DES ANGIOSPERMES

1/ Nécessité du bore.

Les expériences, effectuées sur des milieux nutritifs artificiels, ont été complétées par l'observation de carences naturelles, en champs.

a) Mise en évidence expérimentale.

L'omission du bore dans le milieu nutritif, réalisée par Agulhon en 1910, provoqua de sensibles diminutions de poids sec chez le Blé, l'Avoine et le Radis. Le bore apparaissait ainsi comme un élément utile aux plantes supérieures ; cinq ans plus tard, son caractère indispensable fut reconnu par Mazé sur le Maïs : les sujets carencés par cet expérimentateur finissaient par mourir alors que les témoins se développaient normalement. Ces expériences reprises ultérieurement par de nombreux chercheurs (dont, parmi les premiers, Johnston et Dore, 1928 ; Johnston et Fisher, 1930) ont montré que le besoin absolu de bore était une caractéristique générale de toutes les plantes supérieures.

Plus récemment (White, 1951 ; Heller, 1953), la nécessité du bore fut mise en évidence pour les cultures des tissus végétaux, et, bien que cela fût demeuré longtemps contesté (Glasstone, 1947), pour les cultures de racines isolées (Whittington, 1959 et Neales, 1959 a). De plus, le bore se révéla utile à la germination des grains de pollen (Bobko et Zerling, 1938) et même à celle de quelques graines (Leggatt, 1948).

b) Carences naturelles.

Le bore n'est pas un élément rare dans le sol (G. Bertrand et Silberstein, 1939 a ; Yamagushi et Minges, 1956.), et pourtant, bien que de véritables carences aux symptômes nets restent exceptionnelles, un apport de bore au sol ou en pulvérisation foliaire augmente fréquemment la croissance de façon significative (Agulhon, 1910 a et b ; Berger et Truog, 1950 ; Chilean nitrate educational bureau). Outre leur intérêt agronomique, ces travaux eurent le mérite de montrer qu'une partie seulement du bore du sol était assimilable, et ceci dans une proportion qui dépendait de différents facteurs : pH (Barbier et Chabannes, 1953 ; Dastur et al, 1953 ; Basset, 1958 ; Jama-

lafnen, 1950 ; Olson et Berger, 1946 ; Smith, 1948 ; Truog, 1946 ; etc.), sécheresse (Parks, 1944 ; Hobbs et Bertramson, 1950), présence de matières organiques (Page et Paden, 1949 et 1954 ; Malquori et al, 1952 ; contredits cependant par Davies, 1952), ou excès de divers éléments minéraux, essentiellement calcium (revues de Dennis et Dennis, 1940-1941 et de Gauch et Dugger, 1954), potassium et azote (Yamagushi et al, 1957 et 1958), cuivre et manganèse (Cibes, Hernandez et Childers, 1955).

Tout ceci, remarquons-le, est en accord avec les constatations faites plus haut (§ I B 4) relativement à un effet dépressif de ces facteurs sur la teneur en bore des tissus.

2/ Symptômes morphologiques de la carence.

Ils ont été décrits pour un très grand nombre de plantes et présentent une certaine diversité d'aspect selon les espèces (Dennis, 1940, 1941, 1942). Nous en avons déjà indiqué quelques-uns au paragraphe IB6 de cet historique en constatant qu'ils étaient justement associés à de faibles teneurs en bore des tissus. Résumons brièvement les plus caractéristiques : les feuilles jeunes deviennent cassantes, elles sont enroulées, déchirées ou voûtées, et fréquemment nécrosées sur les bords ; les feuilles adultes sont généralement plus résistantes mais finissent parfois par se dessécher et tomber. Sauf chez quelques espèces aux apex particulièrement résistants, Radis par exemple (Skok, 1941), les bourgeons brunissent et se nécrosent rapidement. Les tubercules et les fruits se piquent de points noirs subéreux. Les racines cessent de s'allonger (Neales 1960), et des nécroses, qui affectent d'abord leurs extrémités, s'étendent peu à peu vers le collet. D'une façon générale les organes adultes sont relativement peu perturbés par la carence, et cela serait à rapprocher, selon Mac Ilrath (inédit) du fait que leur teneur en bore dialysable ne peut pas s'annuler (Cf. p.8) ; par contre, dans tous les cas, les phénomènes de croissance sont ralentis ou arrêtés par la privation de bore, et l'on constate que les troubles sont aggravés par quelques facteurs qui ont tendance à accélérer la croissance : jours longs (Skok, 1941 ; Struckmeyer et Mac Vicar, 1948) et température élevée (Shkol'nik, 1950).

Dans l'ensemble, les Monocotylédones sont moins sensibles à la carence en bore que les Dicotylédones, et, chez les premières, les symptômes de carence n'apparaissent que tardivement après que l'on ait supprimé l'approvisionnement en bore ; selon Mac Ilrath (inédit) ceci serait à rapprocher du fait que chez les Monocotylédones la proportion de bore soluble (Mac Ilrath et de Bruyn, 1956) par rapport au bore total est plus grande que chez les Dicotylédones.

Une étude histologique des tissus carencés a été réalisée par différents auteurs ; ils s'accordent tous à reconnaître que les méristèmes et les cambiums sont les premiers touchés : il y apparaît des cellules grandes, de forme peu régulière, qui parfois s'écrasent et se nécrosent. Puis les hypertrophies, nécroses et hyperplasies progressent vers le phloème qui, à son tour, se désorganise rapidement (Johnston et Dore, 1928 ; Warrington, 1923 ; Skok, 1941 ; Palser et Mac Ilrath, 1956). Pour Skok (1941) et Palser et Mac Ilrath (1956), le xylème est atteint plus tard, et, de toute façon, ne se désagrège pas, ceci au moins pour le Radis, le Navet, la Tomate et le Coton ; mais Warrington (1923), sur *Vicia faba*, Alexander (1942) sur le Citron, et surtout Stonier (1954) sur le Soleil, décrivent au contraire de grosses perturbations dans les tissus lignifiés : selon le dernier de ces auteurs, il y aurait même une "délignification" des faisceaux vasculaires primitivement formés. En même temps, des précurseurs de lignine s'accumulent (Watanabe, Mac Ilrath, Skok, Chorney et Wender, 1961). Les parenchymes médullaire et cortical ne sont touchés que dans les cas extrêmes (Stonier, 1954) ; dans les

racines, la coiffe est généralement très altérée (Chandler, 1941 ; Sommer et Sorokin, 1928).

Pour les divisions cellulaires, les résultats deviennent très divergents : selon certains, la carence en bore n'affecte que la différenciation cellulaire (Skok, 1958) et n'exerce aucun effet sur les mitoses (Odhnoff, 1957) ou même les favorise (Sommer et Sorokin, 1928 ; Walker, 1944) ; par contre, d'après Haas et Klotz (1931), Chandler (1941), Whittington (1957 et 1959) et Neales (1959 a), l'une des premières manifestations de la carence est l'arrêt des divisions cellulaires, cela provenant d'ailleurs plutôt de malformations de membranes que de troubles du noyau ou du cytoplasme (Whittington, 1957, 1959).

Autre problème encore, le bore qui contrôle la croissance des organes peut-il aussi en modifier l'initiation, autrement dit le nombre ? Les feuilles (d'A Conto, 1956 ; Mc Ilrath et Palser, 1956 ; Whittington, 1957) et même les primordia de feuilles (Skok, 1957, b) semblent toujours moins nombreux chez les plantes carencées que chez les témoins. Il en est de même pour les racines d'après Gorter (1958), Neales (1959, a) et Weiser (1959) ; dans ce cas cependant, Rehm (1937) et Hemberg (1951, 1953) admettent que les primordia se forment et que leur croissance seule est bloquée ; notons d'ailleurs que Alexander (1942), Steinberg et Jeffrey (1956), Odhnoff (1957) signalent au contraire une augmentation du nombre des racines à la suite de la carence. Même constatation en ce qui concerne les tiges où la carence stimule plutôt le bourgeonnement (Odhnoff, 1957 ; Sisler, Dugger et Gauch, 1956), mais ceci n'est dû peut-être qu'à la suppression des dominances apicales après la nécrose des sommets. La mise à fleur est retardée et réduite, mais rien, semble-t-il, n'a été fait pour voir s'il s'agissait d'un phénomène secondaire de croissance ou véritablement d'une intervention du bore sur le processus d'induction. Une mention spéciale peut être faite, enfin, pour les tumeurs : sur des Soleils carencés, les crown galls ne se développent pas, mais ils sont bien induits et l'on reconnaît en particulier leur base lignifiée caractéristique (Stonier, 1954). Inhibition, indifférence, stimulation ? Il paraît bien improbable que le bore agisse aussi différemment sur l'initiation des divers tissus ; c'est une question importante qui reste posée.

3/ Troubles physiologiques associés à la carence.

Ils sont innombrables ; Gauch et Dugger, dans la revue qu'ils ont consacrée à ces problèmes en 1954, n'en citent pas moins de 28. Evoquons-les en quelques mots. La carence diminue à la fois l'absorption de l'eau (Leaf, 1953), la teneur en eau des tissus (Leaf, 1953 ; Moinat, 1943 ; Mc Ilrath et Palser, 1956), et la transpiration (Baker, Gauch et Dugger, 1956) ; elle diminue également la teneur en éléments minéraux (Lowenhaupt, 1942), notamment : calcium (Lowenhaupt, 1942 ; Minarik et Shive, 1940), potassium (Merrill, Potter et Brown, 1956), magnésium (Ferwerda, 1959) et phosphore (Odhnoff, 1957 ; Neljubova 1958 ; Ferwerda, 1959) mais ne semble guère modifier l'absorption des autres oligoéléments (Mac Ilrath, de Bruyn et Skok, 1960) ; elle bouleverse enfin la composition organique des tissus : augmentation (Hewitt, 1951 ; Steinberg, cité par Gauch et al, 1954), ou diminution (Albrecht, 1950) des acides aminés, diminution des protéines (Albrecht, 1950) et de l'azote total (Odhnoff, 1957), accumulation de sucres solubles et d'amidon dans les feuilles (Gauch et Dugger, 1954, et Gauch, 1957) accompagnée d'une chute (Jensen, 1951 ; O'Kelley, 1957 ; Schütte, 1959 ; Whittington, 1959) ou d'une augmentation de l'intensité respiratoire (Mac Vicar et Burris 1948), accumulation d'acide desoxyribonucléique dans les racines (Whittington, 1959), disparition des graisses dans les méristèmes terminaux (Marsh, cité par Gauch et Dugger, 1954), augmentation de l'acidité des tissus (Wad-

leigh, cité par Dennis, 1940, 1941), trouble de la synthèse des substances pectiques (Winfield, 1945, b), élévation de la teneur en auxines (Odhnoff, 1957), etc..

Signalons pour terminer que, chez les plantes carencées, la résistance aux infections microbiennes et aux parasites semble diminuer (Dennis, 1940, 1941 ; Kessler, 1956), mais que la résistance aux mutations induites par un bombardement de particules ionisantes augmente, au contraire, considérablement (Skok, 1957, b).

Nous sommes donc en présence d'une masse de faits où il paraît bien difficile de détecter le plus important : celui qui est l'origine véritable de toutes les perturbations observées. Nous examinerons au paragraphe III les hypothèses proposées dans ce sens.

4/ Autres caractéristiques de la carence en bore.

a) Réversibilité.

La carence reste pendant longtemps un phénomène réversible ; si l'on redonne du bore à une plante déficiente, la croissance reprend, les symptômes disparaissent et tout rentre peu à peu dans l'ordre ; ce réapprovisionnement peut se faire aussi bien par l'intermédiaire des racines que par applications foliaires (Askew et Chittenden, 1936 ; Burrell, Boynton et Crowe, 1956 ; Boynton, 1954 ; Djalilov, 1955 ; Tavernier et Jacquin, 1949 ; etc.).

b) Spécificité.

L'uranium et l'iode ont, sur la germination des grains de pollen, un effet nettement favorisant, analogue à celui du bore (Bobko et Zerling, 1938), mais cela ne signifie pas que l'on puisse aussi simplement remplacer le bore par quelqu'autre élément pour assurer la croissance des végétaux supérieurs. Deux auteurs tentèrent cependant d'effectuer ces substitutions : Shkol'nik, le premier, affirma avoir pu réduire les symptômes de carence chez l'Orge en ajoutant du magnésium, du fer, du potassium ou du béryllium ; il parvint aussi à remplacer partiellement le bore par des oxydants (H_2O_2 ou MnO_2) ajoutés au milieu nutritif, mais, sauf peut-être dans le cas du coton, Presley et Mac Ilrath (1956) ne purent reproduire cette expérience. En 1957 (a), Skok indiquait à son tour qu'il avait pu retarder de plusieurs jours l'apparition des symptômes de carence chez le Soleil avec un apport de strontium et surtout de germanium.

Notons enfin, mais ceci était aisément prévisible, que l'isotope stable 10 peut remplacer intégralement le bore naturel, constitué en majeure partie de Bore 11 (Mac Murtrey et Engle, 1953).

c) Hérédité de la sensibilité à la carence en bore.

De grandes différences de sensibilité à la carence en bore s'observent fréquemment entre variétés d'une même espèce (Yamagushi et Minges, 1956) ; ce caractère héréditaire serait conditionné par un seul gène récessif (Pope et Munger, 1953). Mais il s'agit là d'une constatation isolée encore difficile à intégrer dans le reste de nos connaissances.

5/ Couverture des besoins en bore.

a) Excès de bore

Une alimentation trop riche en bore se révèle tout aussi défavorable pour la plante qu'une carence ; en réalité on ne signale que peu d'exemples d'excès en conditions naturelles (Aldrich, Buchanan et Bradford, 1956), mais il en fut réalisé au laboratoire ; il apparaît des chloroses marginales et des

nécroses du bout des feuilles, la floraison est réduite et la taille des plantes diminuée. Il ne semble pas que de telles recherches puissent aider beaucoup à découvrir le rôle primaire du bore dans la plante : fourni à trop fortes doses, il se révèle toxique comme n'importe quel élément utile ou indifférent.

b) Milieu optimum.

Entre carence et excès, il existe une gamme de concentrations, assez large d'ailleurs dans le cas du bore, qui permet un développement normal. Les limites varient un peu selon les différentes espèces ; elles sont en général voisines, pour les plantes entières, de 0,025 p.p.m. (seuil de carence) et de 1 à 2 p.p.m. (seuil d'excès) (Maistre, 1956 ; Minarik et Shive, 1940 ; Maynard, Gersten et Michelson, 1959) ; l'optimum est de l'ordre de 0,2 p.p.m. ; il en est de même pour les cultures de tissus (Heller, 1953).

c) Possibilité d'utilisation du bore antérieurement absorbé.

La plante peut-elle accumuler du bore sur un milieu très riche et l'utiliser ensuite au cours d'une période de déficience ? Selon Eltinge (1936) la vitesse d'apparition des symptômes de carence ne dépend absolument pas des conditions antérieures de nutrition en bore, et Rehm et Shive (cités par Stonier, 1954) ont même réussi à obtenir des plantes qui présentaient à la fois des symptômes d'excès sur les feuilles inférieures et de carence sur les feuilles supérieures et les apex. Cependant, Chandler, Scott et Schrader, Ferguson et Wright (cités par Gauch et Dugger, 1954) et Benson, Degman et Chmelir (1961) admettent au contraire qu'en cas de carence, du bore peut être cédé aux parties jeunes par les feuilles âgées en quantités plus ou moins importantes. L'existence des migrations de bore dans la plante reste donc controversée.

III - HYPOTHESES RELATIVES AU MODE D'ACTION DU BORE

Quel est le mécanisme exact de l'action du bore ? C'est évidemment le problème que tous les chercheurs ont tenté de résoudre : quelques théories ont été proposées ; Skok (1958) en a déjà fait la critique ; nous la reprendrons à la lumière des travaux récents.

1/ Fonctionnement des diastases.

Il est assez naturel d'envisager pour le bore, par analogie avec les autres oligo-éléments indispensables, une intervention sur quelque phénomène diastasique ; et ceci d'autant plus que l'on observe fréquemment dans la plante une augmentation de la teneur en enzymes sous l'effet de la carence (Alexander, 1942 ; Odhnoff, 1957), ou, au contraire, après enrichissement du milieu en bore (Shkol'nik et al. 1958 ; Pattanaik, 1950 ; Buzover, 1951). Quelques chercheurs proposèrent pour le bore un rôle de régulateur des actions diastasiques : stimulation des oxydases (Reed, 1947) ou inhibition des tyrosinases (Mac Vicar et Burris, 1948 ; Goucher et Mac Vicar, 1951) et des phosphatases (Scott 1960). La plupart cependant restaient persuadés que le bore n'avait aucune influence directe sur le fonctionnement des enzymes (Agulhon, 1910 a ; Hood, 1954 ; Klein, 1951 ; Winfield, 1945 b), et personne ne put montrer qu'il jouât en quelque façon le rôle de coferment. En 1958, Skok résumait l'impression générale en disant que, si, comme il est probable, le métabolisme du bore est en relation avec un ou des enzymes, cet élément fait plus vraisemblablement partie du substrat que du ferment.

2/ Fonctionnement des substances de croissance.

Il existe quelques points de contact entre les effets du bore et les phénomènes auxiniques (Dyar et Webb, 1961) ; en particulier les plantes carencées cessent de répondre au géotropisme (Alexander, 1942), et l'on retrouve dans leur apex un peu plus d'auxine que chez les témoins (Odhnoff, 1957) ; d'autre part, le bore accélère les transports des acides phénoxyacétiques (2,4.D et 2,4.5.T), de l'acide indolyl acétique et de l'acide α naphthalène acétique (Mitchell, Dugger et Gauch, 1953), et le 2,4.D, réciproquement, favorise l'absorption du bore par la plante (Wildon, Hammer et Bass, 1957).

Il paraissait séduisant, d'ailleurs, d'expliquer l'action du bore sur la croissance par une intervention directe sur les mécanismes auxiniques ; et, dès 1940, Eaton formula une hypothèse selon laquelle le bore serait essentiel à la formation des auxines. Il appuyait son opinion sur des expériences au cours desquelles il avait pu remplacer partiellement le bore par de l'acide indolyl acétique. Cependant les modifications observées à la suite d'une pulvérisation d'acide indolyl acétique sur des plantes carencées ne prouvent pas que cette auxine puisse remplacer le bore pour la croissance (Moinat, 1943) ; et, personne d'ailleurs ne réussit à reproduire l'expérience d'Eaton (Mac Vicar et Tottingham, 1947 ; Odhnoff, 1957).

Un regain d'intérêt fut apporté à cette théorie lorsque Caujolle et Bergal (1950 et 1951), puis Torsell (1956) montrèrent que certains acides arylboriques avaient sur l'élongation cellulaire, et notamment sur la croissance des racines, une action équivalente ou supérieure à celle de l'acide borique, à doses de bore égales ; et en 1961 Haccius et Massfeller montrèrent que l'acide phenyl borique provoquait une inhibition de la formation des feuilles. Mais, de tels composés n'ayant encore jamais été extraits des tissus végétaux, il n'est toujours pas possible de savoir si l'on a trouvé ici le mode d'action du bore dans les plantes.

3/ Métabolisme du Mésoinositol.

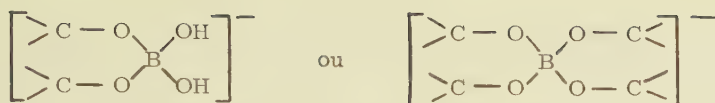
Rosenberg, à la suite des expériences que nous avons décrites plus haut (§ II A2, p.10) considère le bore comme essentiel à la synthèse du mésoinositol chez *Clostridium saccharobutyricum*. Il conviendra d'apprécier la généralité de cette interprétation en procédant à quelques expériences sur les plantes supérieures.

4/ Régulation du métabolisme minéral.

La teneur en bore des tissus dépend étroitement des autres éléments présents dans le milieu, et réciproquement le bore intervient dans le métabolisme des substances minérales et de l'eau (cf. pp.8 et 13). Ces interactions ont été interprétées par certains auteurs comme le phénomène principal de l'action du bore, cet élément devenant pour eux le régulateur du métabolisme minéral (voir Dennis, 1940, 1941). Rien ne permet actuellement d'infirmer cette hypothèse ; il semble toutefois que, si tel était le rôle du bore, on devrait pouvoir trouver un milieu nutritif suffisamment bien équilibré pour que, même en l'absence de bore, les symptômes de carence n'apparaissent pas, ou soient, au moins, retardés. Jamais encore une telle constatation n'a été faite.

5/ Affinité pour les groupements alcool.

Pour de nombreux auteurs le bore intervient essentiellement dans la physiologie de la plante par ses propriétés complexantes vis-à-vis surtout des composés cycliques à groupements alcools (sucres par exemple). En effet, l'existence de composés bore-sucre des types suivants :



est bien connue en chimie organique (Boeseken, 1949 ; Isbell, Brewster, Holt et Frush, 1948) ; et, par ailleurs, le strontium et le germanium à propriétés complexantes voisines de celles du bore, se sont révélés capables de retarder l'apparition des symptômes de carence (Skok, 1957 a).

Dans le détail, trois hypothèses ont été proposées :

a) Transport des sucres.

Dès 1940, Shkol'nik (cité par Shkol'nik et Abdurashitov, 1958) signalait une intervention du bore dans la synthèse et la migration des sucres, mais c'est en 1954 seulement que Gauch et Dugger présentèrent une hypothèse selon laquelle le bore contrôlerait directement le transport des sucres dans la plante en leur permettant de traverser les membranes. Ils proposent deux mécanismes comme également possibles :

- formation de complexes bore-sucre qui traversent les membranes plus aisément que les molécules du sucre seul,

- présence de bore, fixé dans la membrane, qui, s'unissant temporairement avec le sucre, lui facilite le passage.

Depuis la parution de cette théorie, ses partisans et ses adversaires s'affrontent en une vive controverse.

Les premiers (Gauch et Dugger, 1954) basent leur raisonnement sur les modifications de la distribution des sucres que l'on observe chez les plantes carencées ; ils expliquent les troubles de la respiration et la rapidité avec laquelle les symptômes de carence atteignent les apex et les racines, par des carences locales en sucre dues à la cessation de l'approvisionnement à partir des feuilles ; de plus, les troubles de la nutrition minérale proviendraient eux aussi d'une carence en sucre au niveau des racines qui diminuerait les possibilités d'absorption active des éléments minéraux. En 1956, Sisler, Dugger et Gauch vérifient que, chez la Tomate, la vitesse de transport des sucres diminue avant que les tissus conducteurs ne montrent de modifications apparentes. De plus, le bore favorise effectivement la pénétration du saccharose dans des grains de pollen en germination (O'Kelley, 1957). Enfin, chez des Céleris carencés, les membranes des cellules de collenchyme restent très minces alors que celles du parenchyme libérien s'épaississent au contraire anormalement (Spurr, 1957) ; et ceci peut s'interpréter comme découlant d'une déficience en sucre dans le collenchyme et d'un excès dans le liber, consécutifs à un arrêt des transports.

A tout ceci, les contradicteurs répondent cependant par des arguments d'égale valeur. Ils font remarquer que les accumulations de sucre, chez les plantes carencées en bore, se localisent parfois dans les organes non chlorophylliens, racines (Odhnoff, 1957 ; Neales, 1959 b) ou fruits (Govindan, 1950 et 1952). Chez la Tomate et le Navet, le transport des sucres ne commence à être sérieusement perturbé que lorsque le liber est gravement atteint (Mac Ilrath et Palser, 1956), et, sur des racines isolées, la teneur en sucres ne diminue qu'après l'arrêt de la croissance (Whittington, 1959) ; en outre, sur le même matériel, Almestrand (1957) et Neales (1959 a) n'observent pas de nettes différences de vitesse pour l'absorption du saccharose en fonction de la nutrition en bore. Skok (1958) montre que, même dans le cas d'une carence avancée, si l'on fournit du sucre aux feuilles, il finit par parvenir aux apex ; il affirme, en refaisant des essais analogues à ceux de

Sisler, Dugger et Gauch (1956), que les résultats sont trop peu reproductibles pour qu'on puisse en tirer une conclusion ; il insiste sur le fait qu'une pulvérisation de sucre sur les apex de plantes carencées n'atténue jamais les symptômes ; il soutient enfin que, si les sucres cessent de parvenir aux apex, c'est simplement parce que la nécrose de ces derniers supprime un gradient et en quelque sorte un appel de substances nutritives : la section des bourgeons provoque en effet, comme la carence, une accumulation de glucides dans les feuilles.

b) Fonctionnement des glucose-phosphates.

La nutrition en bore exerce une influence sur la synthèse de l'amidon à partir du glucose monophosphate (Winfield, 1945 b) et la carence s'accompagne d'une libération de phosphates inorganiques (Reed, 1947) qui peut entraîner un arrêt des phosphorylations (Hewitt, 1951). Ceci et les résultats de leurs propres expériences conduisent Dugger, Humphreys et Calhoun (1957) à postuler une intervention du bore sur l'équilibre glucose-phosphate-amidon, par la formation d'un complexe glucose-phosphate-borate.

c) Synthèse des substances pectiques.

La carence s'accompagnant d'une diminution plus ou moins prononcée de la teneur en substances pectiques (Wilson 1961), Hoagland fait l'hypothèse d'une intervention du bore dans la synthèse de ces composés à partir des dérivés du galactose (cité par Skok, 1958).

Cependant une partie du raisonnement était basée sur le fait que certains champignons, *Sterigmatocystis* ou *Penicillium*, qui ne forment pas de substances pectiques véritables, n'ont besoin ni de bore, ni de calcium (Winfield, 1945 b) ; et nous avons vu que, depuis, quelques auteurs avaient pu trouver au bore un effet stimulant sur ces organismes.

Skok, reprenant le problème, montre que la chute de la teneur en composés pectiques pendant la carence ne provient pas d'un manque d'acide α -D-galacturonique. Il reconnaît toutefois que ceci ne permet pas d'infirmier absolument l'hypothèse d'Hoagland.

6/ Métabolisme azoté.

La nutrition en bore semble ne pouvoir affecter qu'assez peu le contenu en azote total (Dastur et Singh, 1953 ; Odhnoff, 1957 ; Thompson et Monk, 1956 ; Whittington, 1959) ; mais elle exerce une influence déterminante sur la teneur des tissus en acides aminés chez les plantes supérieures (Steinberg, 1949 ; Albrecht, 1950 ; Sheldon, 1951) et sur la fixation de l'azote atmosphérique par certaines bactéries (Mulder, 1948 ; Gerretsen et de Hoop, 1954). Aussi Briggs (1943) et Albrecht (1950) admettent-ils que le bore est indispensable à l'amination des sucres ; et ceci serait peut-être en relation avec une plus ou moins grande disponibilité d'oses-phosphates (Hewitt, 1951) ce qui fait le lien avec l'hypothèse de Dugger et al (1957).

Baumeister (1943) va plus loin, et, selon cet auteur, le bore serait même indispensable à la synthèse des protéines ; la découverte par Mac Ilrath et Skok (1958) de bore lié aux protéines donne un certain poids à cette hypothèse.

En réalité, il ne semble pas que la totalité des faits expérimentaux observés puisse être interprétée par l'une ou l'autre de ces théories : leur diversité et leur nombre paraissent refléter surtout la perplexité des chercheurs devant le problème du rôle primaire du bore en physiologie végétale.

PREMIÈRE PARTIE
TECHNIQUES

TECHNIQUES

Après avoir rapidement décrit la préparation du matériel végétal et rappelé les principes de quelques techniques classiques qui ont été utilisées ici, nous examinerons avec plus de détail les méthodes de détection du bore, notamment celle de l'activation par les neutrons.

I - PREPARATION DU MATERIEL VEGETAL

Le problème fondamental, en ce qui concerne l'obtention des populations végétales utilisées, était un problème d'homogénéité : homogénéité génétique, tout d'abord, et aussi homogénéité des conditions de développement.

A - HOMOGENEITE GENETIQUE

J'ai toujours opéré, lorsque c'était possible, sur des clones obtenus par multiplication végétative ou fractionnement, à partir d'un individu unique. Ce fut le cas notamment pour la plupart des cryptogames (*Marchantia polymorpha*, *Riccia fluitans*, *Hypnum elodes*, *Azolla filiculoides*, *Selaginella uncinata*) et aussi pour quelques phanérogames (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor* et *Anagallis arvensis*). Les champignons (*Penicillium digitatum*) pouvaient être également considérés comme une race pure, car ils avaient été, depuis longtemps, isolés et multipliés en conditions stériles par le Dr Phan à Bellevue.

Pour les autres plantes, qui se reproduisaient par graines, l'homogénéité génétique était évidemment plus discutable ; j'employais toujours cependant, soit des races pures garanties par les fournisseurs sélectionneurs habituels lorsqu'il s'agissait de plantes commerciales (*Raphanus sativus*, *Triticum vulgare*, *Beta vulgaris*, etc.), soit, pour la majorité des autres, des plantes déjà cultivées et étudiées depuis plusieurs générations en laboratoire : Argonne National Laboratory USA (*Xanthium pennsylvanicum*), ou laboratoire de Physiologie Végétale de la Sorbonne, Paris (*Asperugo procumbens*, *Bidens radiata*, *Oenothera parviflora*, etc.).

B - CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT

1/ Préparation des populations végétales d'expérience.

Seuls les *Penicillium* et les *Agrobacterium* (ces derniers utilisés uniquement pour provoquer l'apparition de crown galls) ont été repiqués et cultivés stérilement en utilisant les méthodes classiques de la microbiologie. Pour tous les autres végétaux, il ne fut pas pris de précautions particulières d'asepsie.

Les clones étaient obtenus, à l'intérieur même du milieu nutritif définitif, par fragmentation naturelle ou provoquée.

Les graines étaient mises à germer, à l'obscurité et à une température de 20 à 23°, sur du papier filtre imprégné d'eau ordinaire, dans des boîtes de Pétri en pyrex. Dès le début de la germination, les plantules étaient séparées des téguments et transportées sur un papier filtre propre : on parvenait ainsi, bien que n'opérant pas en conditions stériles, à obtenir des plantules vigoureuses et saines, sans infection notable par les champignons ou les bactéries ; de plus, pour le repiquage sur le milieu nutritif, on sélectionnait des lots de plantules homogènes quant à leur aspect général et leur état de développement. Le fait que l'on n'opère pas dans des conditions de nutrition minérale bien définies est sans inconvénient lors de cette phase préliminaire en ce qui concerne la réalisation ultérieure de carences en bore : l'expérience montre en effet que des symptômes de carence se développent très rapidement, sur des plantules ainsi préparées, dès qu'on les transporte sur un milieu privé de bore.

2/ Contrôle des conditions de climat.

Quelques essais ont été effectués en serre, dans des conditions de climat mal définies : seule la durée de l'éclairement quotidien y était réglée par des systèmes de caches noires amovibles et des lampes d'appoint. De tels procédés ne furent employés que pour des essais préliminaires ou des cultures d'entretien. Pour les expériences définitives, les cultures étaient effectuées soit en "caissons" soit en "bacs" avec un meilleur contrôle des conditions climatiques.

a) Cultures en caisson.

Les plantes à parties aériennes développées furent cultivées en caissons dans des chambres à température contrôlée du Laboratoire du Froid de Bellevue (cf. fig.1). Ces caissons faisaient 1,4 m de long sur 0,4 m de large et 0,8 m de haut. L'éclairement, purement artificiel, y était réalisé par quatre tubes "Mazda, blanc soleil de luxe" qui donnaient 3 000 lux environ au niveau des plantes et étaient commandés par une horloge électrique. La régulation de la température s'obtenait en plaçant le caisson dans une chambre à température légèrement inférieure à celle que l'on voulait réaliser pour la culture (chambre à 10° par exemple lorsque l'on désirait 15° dans le caisson) : le complément était obtenu grâce à la chaleur dégagée par les tubes et par une résistance additionnelle contrôlée par un thermostat ; de plus, les lampes étaient séparées des cultures par une plaque de verre, et deux ventilateurs, placés aux extrémités du caisson, permettaient de bien homogénéiser la température à l'intérieur. Sans précautions spéciales, l'hygrométrie restait proche de la saturation en raison de la présence de grandes quantités de milieu nutritif liquide ; pour la contrôler avec plus de précision, et surtout pour obtenir une atmosphère plus sèche, il suffisait de placer les plantes à l'intérieur d'une cloche en verres contenant des desséchants. Le degré hygrométrique de l'air, mesuré grâce à deux thermomètres sec et humide, pouvait alors descendre jusqu'à 60 ou 50 %.

Dans les caissons les plantes étaient repiquées sur des pots à culture, d'un litre environ, remplis de milieux nutritifs ; ces pots étaient peints en noir pour éviter l'éclairement des racines et le développement des algues dans le milieu ; ils étaient fermés par un couvercle percé de 4 à 8 trous par où étaient engagées les plantules en expérience.

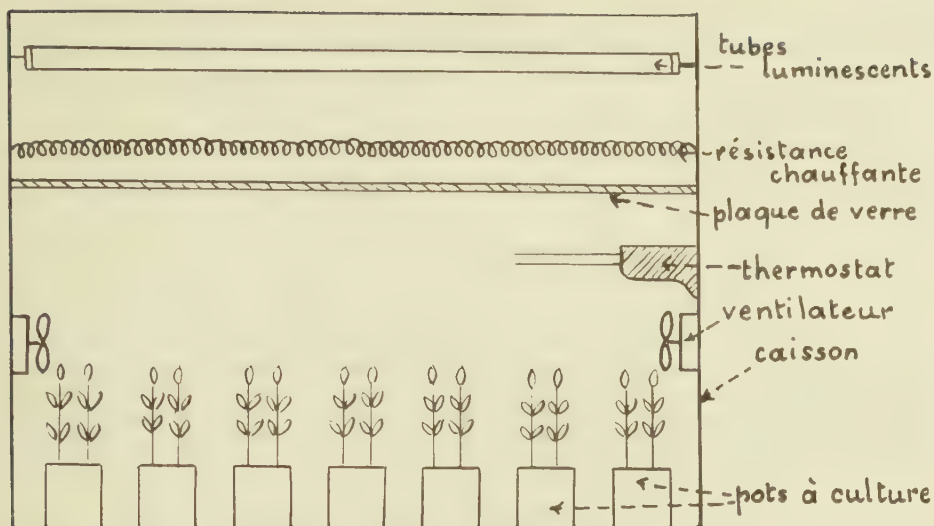


Figure 1 - Cultures en caissons.

Le caisson est représenté en coupe. Il est éclairé par des tubes Mazda "blanc soleil de Luxe". Il est placé dans une des chambres à température contrôlée du laboratoire de Biologie du froid (Prof. R. Ulrich).

b) Cultures en bacs.

Dans le cas des plantes peu encombrantes, un dispositif, plus comode et d'efficacité comparable à celle du précédent, fut utilisé. La culture était faite en milieu liquide sur de petits récipients de verre ou de plastique déposés dans un grand bac recouvert d'une plaque de verre (cf. fig. 2).

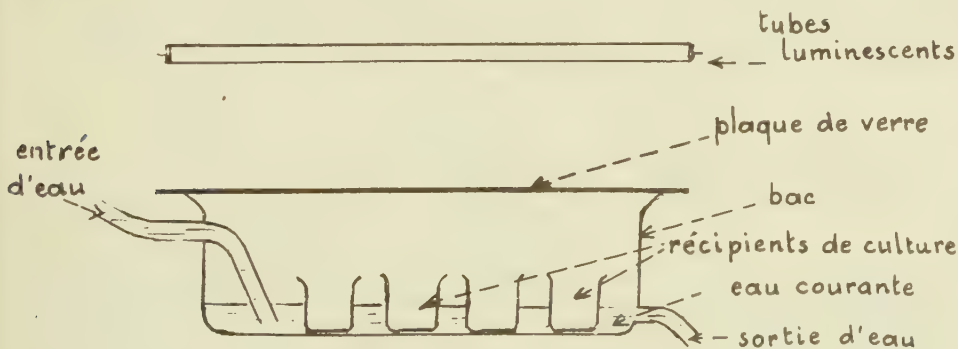


Figure 2 - Culture de plantes petites et flottantes.

Les plantes en expérience sont placées dans les petits récipients déposés au fond du bac.

Dans le bac, un léger courant d'eau maintenait la température à une valeur voisine de 20 à 25°. L'éclairage était réalisé et contrôlé comme précédemment.

3/ Milieux de culture.

Pour que la concentration en "bore de contamination" (voir paragraphe suivant) soit toujours, bien qu'incontrôlable, à peu près la même pour les

différentes espèces étudiées, tous les végétaux verts ont été cultivés sur le même milieu type. La composition en était la suivante :

- $N O_3 K$	: 0,70 . 10^{-3} g/ml
- $(N O_3)_2 Ca, 4 H_2 O$	: 0,55 " "
- $S O_4 Mg, 7 H_2 O$	: 0,40 " "
- $P O_4 H_2 Na, H_2 O$	: 0,30 " "
- $S O_4 Mn, H_2 O$	: 16,65 . 10^{-6} "
- $S O_4 Cu, 5 H_2 O$	: 2,50 . " "
- $S O_4 Zn, 7 H_2 O$	: 2,90 " "
- $Mo_5 O_{24} (N H_4)_6, 4 H_2 O$	: 0,35 " "
- $B O_3 H_3$	: variable

De plus, le fer y était apporté sous forme de versenate à raison de $5,6 \cdot 10^{-6}$ g de fer par ml. Le pH du milieu ainsi obtenu était voisin de 6 ; il était conservé tel quel pour certaines cultures ou ajusté à un autre pH dans quelques cas particuliers : ces précisions, ainsi que celles qui concernent une éventuelle dilution du milieu (notamment pour les plantes aquatiques) seront données en cours de texte.

Pour cette solution nutritive la formule des oligo-éléments m'a été communiquée par M. le Professeur Ducet. Quant aux macro-éléments la composition est très voisine de celle du milieu CERA III de Homès, Ansiaux et van Schoor (1953), avec, comme seule différence, le remplacement du phosphate potassique par le phosphate sodique qu'il est plus facile, nous le verrons plus loin, de purifier en bore.

Ce milieu s'est révélé très bien adapté à la culture des angiospermes qui y fleurirent et fructifièrent normalement (*Eutima sativa*, *Helianthus annuus*, *Fidens radiata*, *Xanthium pennsylvanicum*, *Antirrhinum arvensis*, *Asperugo procumbens*, *Oenothera parviflora*, *Scrofularia alata*). J'ai vérifié de plus que le déficit de potassium introduit, par rapport au CERA III de Homès et al., ne nuisait pas, bien au contraire, au développement végétatif des cultures (cf. tableau 1).

Tableau 1

Développement comparé sur milieu "Homès modifié" et milieu "Homès proprement dit" de *Raphanus sativus* et d'*Helianthus annuus*.

- Durée de la culture : 2 semaines
- Nombre de plantes par lot : 12 à 15

Plante	Milieu	Longueur moyenne en cm des plantes	Surface moyenne en cm^2 de la plus grande feuille	Poids sec moyen en g des plantes
Radis	Homès proprement dit		4,84	0,045
	Homès modifié		6,89	0,087
Soleil	Homès proprement dit	51,4		0,617
	Homès modifié	54,1		0,666

En ce qui concerne les cryptogames, l'efficacité du milieu fut un peu plus variable, et certains (*Wynnum elodes* et *Marsilia quadrifolia*,) s'y développèrent assez mal ; mais la plupart (notamment *Riccia fluitans* et *Azolla filiculoides*) y proliférèrent au contraire très activement, si bien que, dans l'ensemble, le milieu utilisé peut être considéré comme satisfaisant.

Toutefois, ce milieu ne pouvant évidemment pas convenir aux végétaux hétérotrophes, j'ai dû utiliser, pour les cultures de champignons, une autre

solution nutritive : elle contenait les mêmes concentrations d'oligo-éléments que la précédente et m'avait été communiquée pour les macro-éléments par le Dr Phan au Laboratoire de Bellevue.

- Glucose	: 18	. 10^{-3} g/ml
- $P O_4 H_2 Na, H_2 O$	: 12	" "
- $N O_3 K$	: 5	" "
- $S O_4 Mg, 7 H_2 O$	: 1,23	" "
- $S O_4 Fe, 7 H_2 O$	: 0,02	" "

Le pH en était ajusté à 5, et le milieu était utilisé directement sous forme liquide, sans support.

4/ Obtention de solutions nutritives privées de bore .

De telles solutions étaient indispensables non seulement pour servir de milieu nutritif de carence, mais aussi pour obtenir, en ajoutant des quantités de bore déterminées, des solutions à teneur exactement connue. Il fallait d'une part éliminer le bore de l'eau et des sels minéraux utilisés, et, d'autre part, éviter une contamination ultérieure.

a) Elimination du bore .

L'eau destinée à la fabrication des solutions nutritives était "désionisée" sur résines échangeuses d'ions, jusqu'à ce qu'elle atteigne une résistivité de $2.10^6 \Omega$. cm environ. Les sels minéraux étaient en général purifiés par deux recristallisations successives selon la méthode de Hewitt (1952 b) : dissolution à l'eau chaude et précipitation au froid en milieu alcoolique à 50 % ; en raison de taux de solubilité défavorables, le phosphate monopotassique et le nitrate de calcium ne pouvaient pas être traités de cette façon : il se trouve que le second, sous la forme "pur" du commerce, ne contient que des quantités négligeables d'impuretés de bore, quant au premier il peut être avantageusement remplacé, nous l'avons vu, par du phosphate monosodique dans le milieu type utilisé.

Pour les milieux de culture destinés aux *Penicillium* le glucose fut traité de la même manière : la recristallisation est difficile et lente et se fait avec un très mauvais rendement, mais elle aboutit à un sucre suffisamment pur.

b) Lutte contre la contamination.

La contamination en bore des milieux nutritifs carencés peut avoir trois origines : réserves des graines et des plantules, poussières, dissolution de bore contenu dans les parois du récipient.

Les réserves des graines et des plantules sont généralement peu importantes et constituées surtout, semble-t-il, de bore lié peu diffusible : elles ne risquent guère de céder du bore au milieu. Il en est de même pour les poussières, du fait que l'on opère dans des bacs ou des caissons clos, avec des récipients fermés par un couvercle ; toutefois, l'aération des solutions nutritives, réalisées primitivement à l'aide de petits compresseurs, provoque quelques contaminations et fut finalement abandonnée : ceci ne causa d'ailleurs aucun ralentissement important de croissance chez les végétaux étudiés, ce qui confirme les constatations de Skok (1957).

Le risque de dissolution de bore à partir des parois du récipient, était, lui, très important. Quelques travaux ont montré que certains verres (et tout spécialement le pyrex) étaient capables de céder du bore aux solutions (Mac Ilrath et Skok, 1957 et 1958 ; Selman, Rees et Dilnot, 1954 ; Wickers, Finn et Clabaugh, 1941) ; J'ai vérifié que des *Lemna minor* provenant d'un

même clone et placées dans un même milieu "sans bore" présentaient rapidement des symptômes de carence lorsque les pots à culture utilisés étaient en plastique ou en verre kavalier, mais restaient à peu près normales lorsqu'ils étaient en pyrex. Aussi l'eau et les solutions nutritives ont-elles été stockées dans des récipients de polyéthylène, et le matériel nécessaire aux re-cristallisations et à la préparation des milieux (ballons, fioles jaugées, pipettes) a-t-il été pris en verre kavalier. Les pots à culture, en plexiglas, verre kavalier ou silice, étaient lavés ainsi que leurs couvercles, avant chaque expérience, à l'eau régale ou au mélange sulfo-chromique, puis rincés à l'eau désionisée.

c) Efficacité des techniques précédentes.

Des analyses, effectuées sur les milieux les mieux purifiés, montrent qu'il reste toujours une teneur en bore de 10^{-9} g/ml environ. Dans la suite de l'exposé, on appellera "solutions carencées" ces milieux ainsi purifiés au maximum, et les concentrations indiquées pour les autres milieux correspondront aux quantités de bore volontairement ajoutées en plus de cette contamination de départ.

Il n'y aura donc pas grand sens, sauf cas exceptionnel (cf. cultures de *Riccia*) à parler de concentrations en bore très inférieures à 10^{-9} .

II - TECHNIQUES PHYSIOLOGIQUES ET BIOCHIMIQUES DIVERSES

1/ Alimentation effectuée par d'autres voies que la racine.

Plusieurs techniques ont été utilisées :

- Le trempage d'une feuille dans la solution à absorber présentait l'avantage de faire se dérouler l'absorption dans des conditions bien déterminées et constantes ; par contre, l'aération de la feuille ainsi traitée laissait à désirer.

- Le dépôt de gouttes calibrées, déjà décrit dans un travail antérieur (Thellier, 1959 a), représente la technique utilisée le plus couramment ici. Elle consiste à déposer à la micropipette une goutte de 0,02 ml d'une solution du corps à absorber sur l'organe à alimenter (ici feuilles ou parfois tumeurs de crown gall) ; après un certain temps de contact, la fraction non absorbée du corps étudié peut être reprise par lavage et éventuellement dosée dans les eaux de lavage : on mesure ainsi avec exactitude quelle quantité a été effectivement retenue par la plante.

- L'injection dans les tiges de gouttes calibrées a été utilisée également. Elle n'a jamais été réalisée sous pression, ce qui peut provoquer des traumatismes importants, mais sous la forme décrite par Chorney et Scully (1959) : la goutte calibrée est déposée sur une tige de la plante alimentée et l'on fait, à travers cette goutte, une piqûre avec une aiguille fine, jusqu'au niveau du bois ; le courant de sève aspire rapidement la goutte (une heure au plus pour des gouttes de 0,02 ml), si bien que l'absorption se fait sans blessures importantes, en conditions de concentration à peu près constantes, et sur des quantités exactement connues sans qu'il soit besoin de procéder à des analyses ultérieures.

2/ Observations morphologiques.

Les études anatomiques ont été effectuées sur des coupes de tissus réalisées au rasoir et colorées au carmin-vert d'iode. Pour l'observation des ébauches de racines la méthode utilisée est celle de Guillot (1960), qui consiste à éclaircir les tissus, avant observation à la loupe, par passage

dans le microformol de Bouin (2 jours) puis dans l'alcool à 60° (une semaine).

3/ Mesures de respiration.

Les mesures de respiration furent effectuées à l'appareil de Warburg, sur des organes non chlorophylliens (racines) : les intensités respiratoires et les quotients respiratoires ont été déterminés, selon la technique classique, grâce aux variations de volumes gazeux obtenues en présence et en absence d'un absorbant de gaz carbonique (potasse).

4/ Dosages de sucres.

Ils ont été effectués par la méthode de Nelson (1954) : les sucres réducteurs agissant à l'ébullition sur une solution cuivrique en milieu alcalin donnent un précipité d'oxyde cuivreux ; ce précipité, additionné d'une solution arsénio-molybdique, est engagé dans un complexe coloré dont la densité optique, proportionnelle à la dose de sucre réducteur, est mesurée au photocolorimètre.

Cette méthode permet évidemment de mesurer directement la teneur des tissus en sucres réducteurs, et aussi, après hydrolyse, la teneur en sucres totaux.

III - ANALYSE ET LOCALISATION DU BORE DANS LES TISSUS ET EXTRAITS VEGETAUX

Trois méthodes, dont deux sont des techniques colorimétriques classiques, ont été utilisées en même temps ; nous insisterons surtout sur la troisième dont le principe est la réaction nucléaire des neutrons lents sur le bore 10.

A - TECHNIQUES COLORIMETRIQUES

1/ Méthode à la quinalizarine (adaptée par le Leblond)

Encore inédite, cette technique utilise le virage du violet rose au bleu de la quinalizarine en milieu sulfurique, lorsque la teneur en bore augmente.

Les solutions de bore à doser sont recueillies dans des tubes de verre ordinaire, jaugés, de 50 ml, à bouchons rodés. Elles sont amenées à sec à l'étuve (110°) puis reprises par 25 ml de quinalizarine sulfurique (25 mg de quinalizarine par litre d'acide sulfurique pur). Le dosage s'effectue en comparant à l'oeil les colorations des tubes d'expérience à celles d'une gamme témoin.

2/ Méthode de Martin (1954).

Cette technique est basée sur le virage en milieu acétique du chromotrope 2B du violet rouge au violet bleu lorsque la teneur en bore augmente. La mesure des densités optiques peut s'effectuer au photocolorimètre, aussi cette méthode est sensiblement plus précise que la précédente. Elle permet également de déterminer la teneur en bore des tissus végétaux après incinération et broyage.

B - REACTION NUCLEAIRE ^{10}B - NEUTRONS LENTS

L'essentiel de cette méthode a déjà été exposé (Garin et Thellier, 1958 b) ; après en avoir sommairement rappelé le principe, nous étudierons quelques précisions nouvelles.

1/ Principe de la méthode.

Lorsqu'un noyau ^{10}B capte un neutron lent (section efficace 4 010 barns) il se scinde en deux particules, un noyau de Lithium et un noyau d'Helium (rayonnement α), qui s'éloignent l'une de l'autre selon des parcours colinéaires. Ces particules sont ionisantes ; si elles sont émises à l'intérieur d'une émulsion photographique, leur trajet, qui ne représente alors que quelques microns, se trouve matérialisé après développement par une petite trace rectiligne (fig.3).

En réalité, ces traces ne sont pas toutes identiques, mais elles peuvent se ranger en deux groupes, de longueur légèrement différente, correspondant à deux niveaux d'énergie (fondamental, excité) auxquels peut aboutir la réaction nucléaire. Précisons à ce sujet que les valeurs des longueurs et des fréquences de chaque type de trace, telles qu'elles ont été indiquées dans nos premières publications (Garin et Thellier, 1958 a et b) sont très approximatives et qu'il est plus correct d'admettre les chiffres du tableau 2 ci-dessous : ils correspondent en effet à la moyenne des mesures effectuées par différents chercheurs (Hanna, 1950 ; Faraggi, 1949 et 1950 ; Cuer et Longchamp, 1951 ; Pollard, Davidson, Webb, Lattes, cités par Mayr, Bruner et Brucer, 1953 ; Boggild et Gilbert, cités par Faraggi, 1950).

Tableau 2

Longueurs et fréquences moyennes des traces α - Li du bore 10 dans une émulsion photographique nucléaire.

Types de traces	Longueurs des traces (en microns)			Fréquences
	α	Li	trace totale	
Trace courte (niveau excité)	4,9	2,2	7,1	94 %
Trace longue (niveau fondamental)	5,9	2,5	8,4	6 %

La réaction précédente ne se produit que sur les atomes de ^{10}B et jamais sur ceux de ^{11}B , mais le bore naturel peut être détecté par l'intermédiaire du bore 10 qu'il contient (18,8 %).

Dans le bombardement de neutrons, les noyaux d'azote 14 donnent aussi naissance à des traces qui peuvent être confondues avec celles du bore (fig. 3 et 4). Heureusement, la probabilité de cette réaction est faible (section efficace 1,75 barn) et il est en général possible d'évaluer et de déduire du nombre de traces total les traces parasites d'azote : néanmoins, ce "mouvement propre" des émulsions limite sensiblement la précision de la méthode.

Divers auteurs ont déjà utilisé cette réaction nucléaire $^{10}\text{B} (n, \alpha) ^7\text{Li}$ pour rechercher le bore dans les verres (Martelly et Sue, 1946 ; Sue et Martelly, 1946 ; Govaerts, 1950), dans des solutions concentrées (Mayr, Bruner et Brucer, 1953), dans des aciers (Faraggi, Kohn et Doumerc, 1952) et dans des tissus animaux très riches en ^{10}B (Edwards, 1956). Nous l'avons appliquée d'une part à l'analyse des solutions diluées, et d'autre part à la micro-localisation du bore dans les tissus végétaux, en nous efforçant, dans ce dernier cas, de rendre possible en même temps une évaluation quantitative de la teneur en bore de chaque point du tissu étudié.



Figure 3 - Traces d'Helium-Lithium de ^{10}B après bombardement par les neutrons (grandissement : 360).

-L'émulsion irradiée, dans un flux de 10^{10} neutrons/cm² environ, contenait 1 γ de ^{10}B par cm².

-Les traces de bore sont les petits traits, parfois pointillés. Les longues traces floues ne sont que des déchirures de l'émulsion.

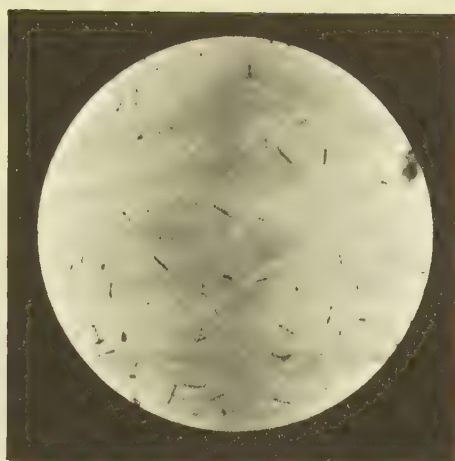


Figure 4 - Traces parasites d'azote (grandissement : 360).

L'émulsion, irradiée dans un flux de 10^{11} neutrons par cm² ne contenait pas de ^{10}B , et les seules traces qui apparaissent sont dues à l'azote. Ces traces d'azote sont très semblables aux traces de bore et il est impossible de les en distinguer.

2/ Dosage du bore en solution.

Après avoir rappelé le protocole expérimental et les calculs permettant d'effectuer le dosage (indications dont le détail se trouve dans la publication Garin Thellier, 1958 b), je développerai complètement l'étude du rendement de comptage qui, à ma connaissance, n'a pas encore été faite jusqu'ici.

a) Etablissement de la formule de base.

Pour effectuer un dosage de bore dans une solution, il faut mélanger intimement une émulsion nucléaire à la solution à analyser, couler ce mélange sur une lame de verre, laisser sécher, irradier avec un flux de neutrons lents, développer et évaluer, au microscope à immersion, la densité des traces fournies.

Il est possible alors de remonter de cette densité de traces à la concentration en ^{10}B de la solution étudiée. Soient en effet :

N_B , le nombre de traces dues au ^{10}B par cm² d'émulsion

σ , la section efficace du ^{10}B en cm² ($4010 \cdot 10^{-24}$)

Φ , le flux total utilisé, en neutrons/cm²

N_1 , le nombre d'atomes de ^{10}B par cm² d'émulsion.

On peut facilement montrer que :

$$N_B = \sigma N_1 \Phi \quad (1)$$

c'est-à-dire, si l'on veut revenir à la masse P de ^{10}B par cm² d'émulsion :

$$N_B = \sigma \frac{6,03 \cdot 10^{23}}{10} P \Phi \quad (2)$$

soit :

$$P = \frac{10}{6,03 \cdot 10^{23}} \frac{1}{\sigma} \frac{N_B}{\Phi} = \frac{10}{6,03 \cdot 10^{23}} \frac{1}{4010 \cdot 10^{-24}} \frac{N_B}{\Phi}$$

ou :

$$P = \frac{1}{242} \frac{N_B}{\Phi} \quad (3)$$

Connaissant alors :

V, le volume, par plaque, de solution à doser qui a été mélangé à l'émulsion photographique (en ml)

S, la surface des plaques photographiques en cm², on pourra en déduire la valeur cherchée :

C_{10B}, teneur de la solution inconnue en g de ¹⁰B par ml de solution.

En effet :

$$P = \frac{C V}{S} \quad (4)$$

donc, en combinant avec l'équation (3) :

$$C_{10B} = \frac{1}{242} \frac{S}{V} \frac{N_B}{\Phi} \quad (5)$$

Si n_B est le nombre expérimental de traces de bore 10 par champ du microscope (surface s), on a :

$$N_B = \frac{n_B}{s} \quad (6)$$

Par ailleurs, les plaques photographiques préparées au laboratoire n'ont pas toujours une épaisseur rigoureusement constante, mais sont au contraire plus ou moins ondulées ; les variations sont généralement négligeables, mais pour plus de précision, on peut mesurer chaque fois au microscope l'épaisseur de l'émulsion et ramener les valeurs trouvées n_B pour une épaisseur réelle e à ce qu'elles auraient été pour l'épaisseur moyenne e₀ :

$$n_B = n'_B \frac{e_0}{e} \quad (7)$$

De plus, le "mouvement propre", ou traces parasites dues à l'azote, peut être déterminé ou mesuré par une expérience préliminaire : soit n'_A ce nombre de traces d'azote lu par champ pour l'épaisseur e ; si n' est le nombre de traces total effectivement lu pour cette épaisseur e, il vient :

$$n'_B = n' - n'_A \quad (8)$$

soit :

$$n_B = (n' - n'_A) \frac{e_0}{e} \quad (9)$$

ce qui donne, en combinant les équations (5), (6) et (9) :

$$C_{10B} = \frac{1}{242} \frac{S}{V} \frac{n' - n'_A}{s \Phi} \frac{e_0}{e} \quad (10)$$

Enfin, le nombre n' de traces lu par champ n'est pas exactement égal au nombre de traces existant réellement par champ, car certaines traces, trop verticales ou émises trop près de la surface de l'émulsion apparaissent comme un grain accidentel et ne sont pas comptées. Si K représente le facteur de correction de pertes de comptage, il faut donc dans l'équation 10, remplacer (n'-n'_A) par K (n'-n'_A). Dans les premières publications on admettait que :

$$K = \frac{e}{e - 2 \cdot 10^{-4}} \quad (e \text{ en cm})$$

si bien que l'équation 10 devenait :

$$C_{10B} = \frac{1}{242} \frac{S}{V} \frac{n' - n'_A}{s \Phi} \frac{e}{e - 2 \cdot 10^{-4}} \frac{e_0}{e} \quad (11)$$

Mais ce n'était encore là qu'une approximation très grossière, et c'est pourquoi j'ai été conduit à faire intervenir le rendement de comptage $R_{(e)}$, que nous allons calculer, et tel que $K = \frac{1}{R_{(e)}}$, d'où :

$$C_{10B} = \frac{1}{242} \frac{S}{V} \frac{n' - n'_A}{s \Phi R_{(e)}} \frac{e_0}{e} \quad (12)$$

b) Calcul du rendement de comptage $R_{(e)}$

α. Principe du calcul.

Pour effectuer ce calcul, nous considérons, comme postulat de départ, que toute trace de projection droite inférieure à 2μ échappe à l'observation (Cf. fig. 5). Remarquons que cette hypothèse ne concerne que le cas d'une distribution homogène du bore dans l'émulsion : nous serons amenés à la modifier pour étudier le cas d'un échantillon extérieur à l'émulsion.

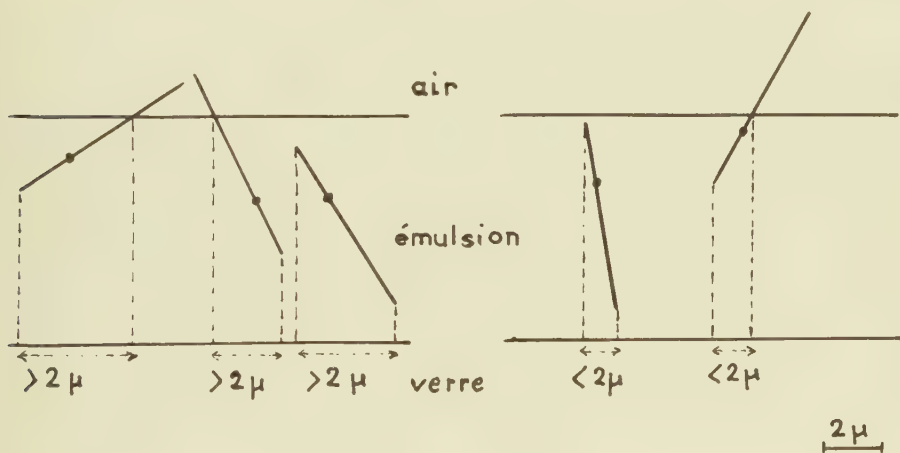


Figure 5 - Traces dénombrables (à gauche) et perdues (à droite)
échelle : $\longleftrightarrow = 2 \mu$

Soit alors une plaque d'épaisseur e et soit ρ la densité (nombre par unité de volume) des atomes de ^{10}B dissociés ; nous admettrons que ρ est constant dans toute l'épaisseur de la plaque. Considérons une tranche d'épaisseur dx à la profondeur x ; par unité de surface, elle contient ρdx atomes ayant donné des traces, traces que nous pouvons considérer réparties isotropiquement en direction. Dans ces traces, il nous faut distinguer les quatre types suivants qui, e et x étant donnés, se comportent différemment (voir fig. 6) :

- type n° 1 : α de $4,9 \mu$ vers l'extérieur
- type n° 2 : α de $5,9 \mu$ " "
- type n° 3 : α de $4,9 \mu$ vers l'intérieur
- type n° 4 : α de $5,9 \mu$ " "

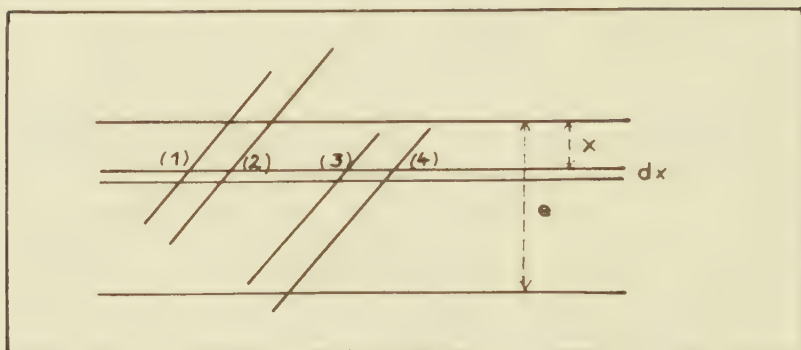


Figure 6 - Types de traces.
 α de $4,9$ ou de $5,9 \mu$ dirigés vers l'extérieur ou l'intérieur.

Les probabilités des cas (1) et (2) réunis, et (3) et (4) réunis sont évidemment égales, de telle sorte que les nombres relatifs de traces de chaque type sont $\frac{0,94}{2}$ pour les cas (1) et (3) et $\frac{0,06}{2}$ pour les cas (2) et (4).

Soit ϑ l'angle d'une trace quelconque avec la normale au plan de la plaque ; ϑ peut varier de 0 à $\frac{\pi}{2}$ avec, par hypothèse, répartition isotrope dans l'angle solide 2π . Pour un type donné, qu'il y ait ou non émergence, la projection d'une trace est de longueur nulle pour $\vartheta = 0$ et, ϑ croissant et compte tenu de l'émergence possible, elle prend la valeur 2μ pour une certaine valeur limite ϑ_i de ϑ (voir fig. 7). Toutes les traces intérieures au cône de demi-ouverture ϑ_i , correspondant à un angle solide $2(1 - \cos \vartheta_i)$ sont perdues. Les traces comptées correspondent à l'angle solide complémentaire $2\pi \cos \vartheta_i$, pour un ensemble de traces réparties dans l'angle 2π ; le rendement a donc pour mesure $\cos \vartheta_i$.

Nous aurons à calculer ϑ_i pour les quatre types de traces ; soient $\vartheta_1, \vartheta_2, \vartheta_3, \vartheta_4$; et le rendement global au niveau x , dans la plaque d'épaisseur e , sera la moyenne pondérée :

$$R_{(x)} = \frac{0,94}{2} \cos \vartheta_1 + \frac{0,06}{2} \cos \vartheta_2 + \frac{0,94}{2} \cos \vartheta_3 + \frac{0,06}{2} \cos \vartheta_4 \quad (13)$$

Nous donnons plus loin un exemple de calcul de $R_{(x)}$; supposons provisoirement ces calculs effectués pour différentes valeurs de x ; le nombre de traces lues dans la tranche dx par unité de surface est alors $R_{(x)} dx$, alors que le nombre réel est ρdx . Et les nombres totaux de traces lues et réelles s'obtiendront par intégration pour toute l'épaisseur e de la plaque. Remarquons au passage que les cas considérés se présentent identiquement pour des tranches symétriques par rapport au plan équatorial de la plaque : il suffit donc de calculer $R_{(x)}$ de $x = 0$ à $x = \frac{e}{2}$ et de doubler la valeur de l'intégrale prise de 0 à $\frac{e}{2}$. Le nombre de traces lues dans toute l'épaisseur de la plaque est alors :

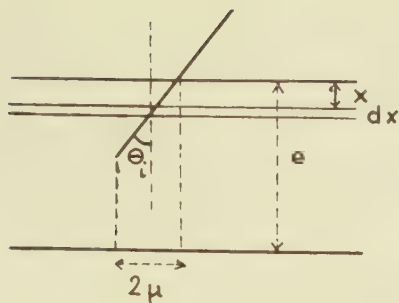


Figure 7 - Angle limite θ_i .

Toutes les traces de ce type, dans l'élément d'épaisseur dx , qui font avec la normale un angle inférieur à θ_i sont perdues.

$$\rho \int_0^{\frac{e}{2}} R(x) dx, \text{ contre } \rho \text{ e nombre réel ;}$$

le rendement $R_{(e)}$ du comptage pour la plaque d'épaisseur e s'écrit :

$$R_{(e)} = \frac{2}{e} \int_0^{\frac{e}{2}} R(x) dx \quad (14)$$

$R_{(e)}$, nombre cherché, étant évidemment compris entre les limites 0 et 1.

β . Exemple de calcul sur le cas $e = 10$.

Il nous faut examiner les quatre types de traces, en faisant pour chacun, varier x de 0 à 5.

Type n° 1

Tant que x est petit (voir fig.8), le noyau hélium ($4,9 \mu$) sort vers le haut alors que le noyau lithium ($2,2 \mu$) ne sort pas vers le bas ; et l'angle limite θ_1 s'obtient pour :

$$x \operatorname{tg} \theta_1 + 2,2 \sin \theta_1 = 2 \quad (15)$$

équation qu'il faut résoudre pour un certain nombre de valeurs discrètes de x arbitrairement choisies (voir tableau 3).

Lorsque x croît en tendant vers $\frac{e}{2} = 5 \mu$, le lithium ne risque pas de sortir vers le bas, mais l'hélium peut cesser d'émerger vers le haut (voir fig.9) ; et dans ce cas, l'angle limite θ_1 doit satisfaire à la nouvelle équation :

$$4,9 \sin \theta_1 + 2,2 \sin \theta_1 = 2 \quad (16)$$

soit :

$$\theta_1 \neq 16^\circ 22' \text{ et } \cos \theta_1 = 0,960$$

ce qui entraîne pour valeur limite de x :

$$x = 4,9 \cos \theta_1 = 4,9 \cdot 0,960 = 4,70 \mu$$

Finalement :

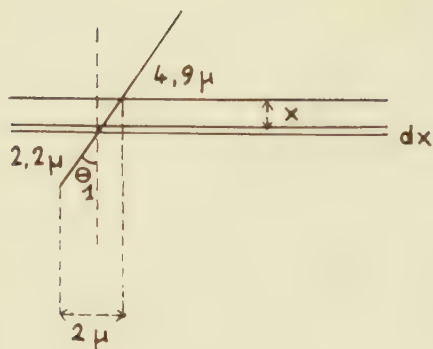


Figure 8 - Trace de type n° (1).
 x petit
 l'hélium émerge très largement.

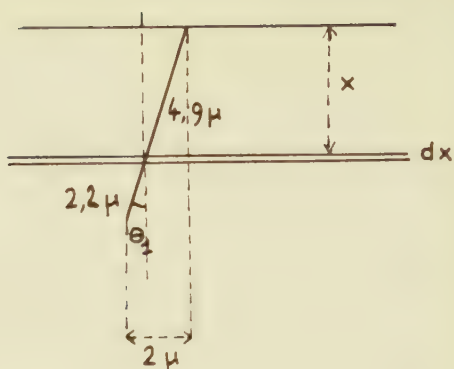


Figure 9 - Trace de type n° (1).
 x proche de $\frac{e}{2}$
 condition limite où l'hélium cesse juste d'émerger.

- pour $x < 4,70 \mu$ c'est l'équation (15) qui est valable
- pour $x \geq 4,70 \mu$ c'est l'équation (16), indépendante de x , pour laquelle on a toujours : $\cos \vartheta_1 = 0,960$.

Type n° 2

Pour x petit, les résultats sont identiques à ceux du cas précédent ; mais, lorsque x grandit, s'élevant vers la limite 5μ , la trajectoire Hé-
 lium $5,9 \mu$, de projection 2μ , continue de sortir et c'est une équation de
 la forme de l'équation (15) qui reste valable pour toutes les valeurs de x :

$$x \operatorname{tg} \vartheta_2 + 2,5 \sin \vartheta_2 = 2 \quad (17)$$

Type n° 3

Nous aurons, comme pour les traces du type (1) deux cas à envisager. Ils sont représentés sur les figures 10 et 11. Tant que x est petit, le lithium sort vers le haut, et la condition limite s'écrit :

$$x \operatorname{tg} \vartheta_3 + 4,9 \sin \vartheta_3 = 2 \quad (18)$$

puis, lorsque x grandit, les deux trajets deviennent intérieurs à l'émulsion et l'on retrouve une équation du même genre que l'équation (16), à savoir :

$$2,2 \sin \vartheta_3 + 4,9 \sin \vartheta_3 = 2 \quad (19)$$

On obtient à nouveau pour $\cos \vartheta_4$ une valeur indépendante de x :

$$\cos \vartheta_3 = 0,960$$

La valeur limite de x entre ces deux cas est :

$$x = 2,2 \cos \vartheta_3 = 2,2 \cdot 0,96 = 2,11 \mu$$

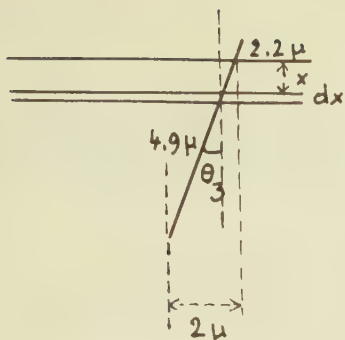


Figure 10 - Trace de type n° (3).
x petit
Le Lithium émerge.

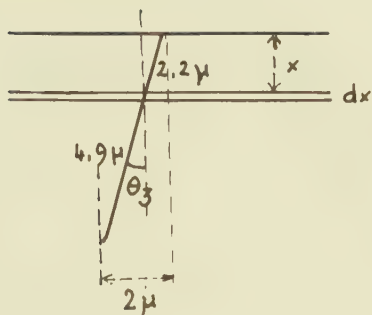


Figure 11 - Trace de type n° (3)
x augmente
condition limite où le Lithium cesse juste
d'émerger.

Type n° 4

Ce problème se traite comme le précédent, mais en remplaçant pour l'hélium la longueur $4,9 \mu$ par $5,9 \mu$ et pour le Lithium, la longueur $2,2 \mu$ par $2,5 \mu$. Selon que x est petit ou commence à grandir, on rencontre deux sortes d'équations analogues aux équations (18) et (19), soient :

$$x \operatorname{tg} \vartheta_4 + 5,9 \sin \vartheta_4 = 2 \quad (20)$$

$$\text{et} \quad 2,5 \sin \vartheta_4 + 5,9 \sin \vartheta_4 = 2 \quad (21)$$

l'équation (21) donnant pour $\cos \vartheta_4$ une valeur indépendante de x :

$\cos \vartheta_4 = 0,971$; et la valeur limite de x entre ces deux domaines est :

$$x = 2,5 \cos \vartheta_4 = 2,5 \cdot 0,971 = 2,43 \mu$$

Mais lorsque x continue à grandir, la trajectoire hélium $5,9 \mu$ commence à sortir vers le bas, et pour le cas limite (voir fig.12) on a :

$$10 - x = 5,9 \cos \vartheta_4 = 5,9 \cdot 0,971 = 5,72 \mu$$

ce qui donne $x = 4,28 \mu$ comme valeur limite, au-delà de laquelle (voir fig.13) ϑ_4 recommence à dépendre de x selon l'équation :

$$2,5 \sin \vartheta_4 + (10 - x) \operatorname{tg} \vartheta_4 = 2 \quad (22)$$

Tous calculs faits, on obtient finalement un tableau numérique 3 qui donne les valeurs des $\cos \vartheta_i$ et des rendements $R_{(x)}$ aux niveaux x pour quelques valeurs discrètes de x choisies entre les limites que nous venons de définir.

On trace alors par points la courbe $R_{(x)}$ en fonction de x jusqu'à $x = \frac{e}{2}$, soit ici 5μ (voir sur la fig.14 la courbe correspondant à $e = 10 \mu$). Puis on intègre graphiquement, c'est-à-dire que l'on mesure la surface comprise entre la courbe, l'axe des x et l'ordonnée $x = 5$. On trouve une surface en cm^2 qu'il faut réduire en unités convenables : par exemple, si l'on a pris 10 cm en ordonnées pour représenter $R_{(x)} = 1$, et 2 cm pour représenter 1μ en abscisses, il faut diviser la surface mesurée par 20. Ainsi, pour $e = 10$, on a trouvé, avec ces unités, une surface de $91,38 \text{ cm}^2$; il en résulte que :

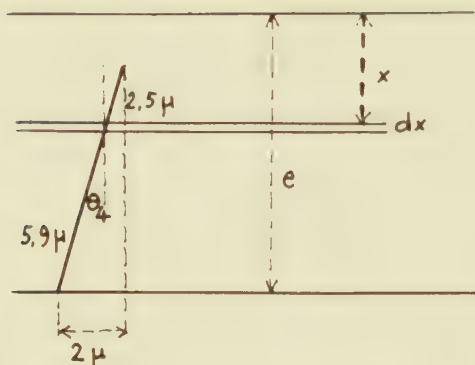


Figure 12 - Trace de type (4).
 x grandit, on arrive à la limite de l'émergence de l'hélium $5,9 \mu$.

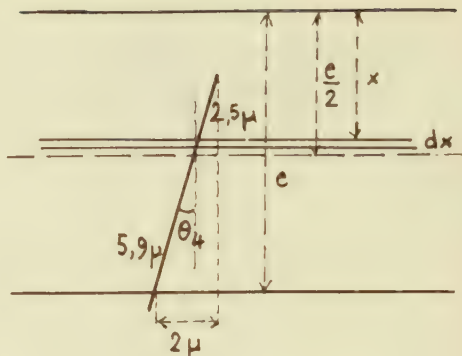


Figure 13 - Trace de type (4).
 x est devenu voisin de $\frac{e}{2}$: l'hélium $5,9 \mu$ sort de l'émulsion.

Tableau 3

Valeurs de $R_{(x)}$ en fonction de x pour une plaque d'épaisseur 10μ

x en μ	$\cos \vartheta_1$	$\cos \vartheta_2$	$\cos \vartheta_3$	$\cos \vartheta_4$	$R_{(x)}$
0	0,458	0,560	0,913	0,943	0,690
0,5	0,722	0,772	0,930	0,952	0,828
1	0,812	0,830	0,942	0,958	0,880
2,2	0,902	0,913	0,960	0,970	0,931
3	0,930	0,940	0,960	0,971	0,944
4,5	0,957	0,960	0,960	0,971	0,957
5	0,960	0,966	0,960	0,966	0,960

$$\int_0^5 R_{(x)} dx = \frac{91,38}{20}$$

ce qui donne d'après la formule (14) pour la valeur globale de R pour $e = 10 \mu$:

$$R_{(10)} = \frac{91,38}{20,5} = 0,914$$

γ . Résultats généraux.

Des calculs, analogues à celui que nous venons d'effectuer pour $e = 10 \mu$; ont été faits pour un certain nombre d'épaisseurs e allant de $0,5$ à 200μ (voir fig. 14 et tableau 4). On remarque que, si pour les plaques minces il correspond une courbe $R_{(x)}$ en fonction de x à chaque valeur de e , pour les plaques d'épaisseur $e > 10 \mu$ on a toujours la même courbe qu'il faut pour intégrer entre 0 et $\frac{e}{2}$.

Il ne reste plus, maintenant, qu'à construire par points (à partir des données du tableau 4), la courbe $R_{(e)}$ en fonction de e (fig.15) : elle indiquera le rendement de comptage pour une émulsion d'épaisseur quelconque.

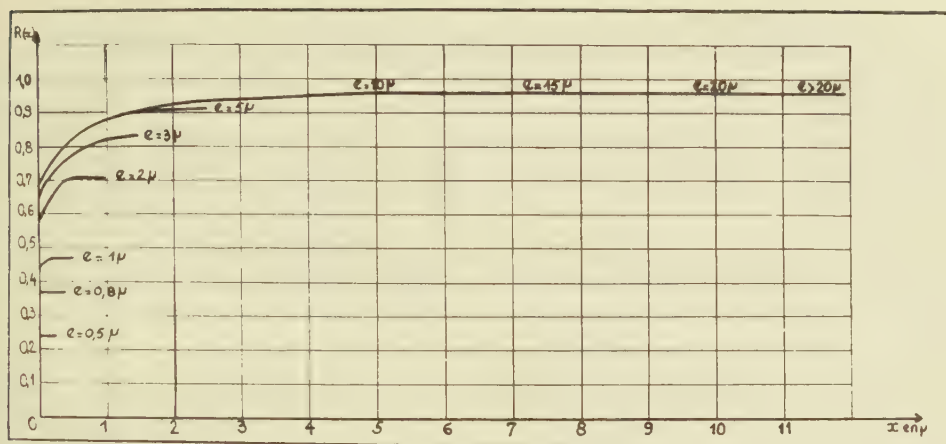


Figure 14 - Courbes $R(x)$, en fonction de x pour différentes valeurs de l'épaisseur e . Ces courbes, intégrées graphiquement de 0 à $\frac{e}{2}$, permettent de calculer le rendement de comptage $R(e)$, en fonction de e .

Tableau 4

Rendement global $R(e)$, en fonction de l'épaisseur e de l'émulsion

e (en μ)	$R(e)$	e (en μ)	$R(e)$
0,5	0,240	8	0,905
0,8	0,370	10	0,914
1	0,464	15	0,930
2	0,700	20	0,938
3	0,795	50	0,954
5	0,874	100	0,955
6	0,884	200	0,956

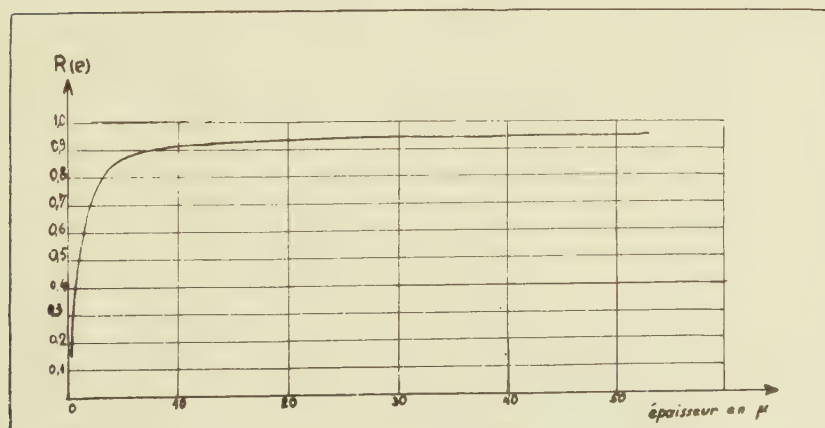


Figure 15 - Courbe $R(e)$, en fonction de e .

3/ Microlocalisation du bore dans un tissu végétal.

La réaction nucléaire précédente peut être utilisée également pour localiser le bore dans les tissus végétaux tout en donnant une évaluation quantitative des teneurs en présence ; il suffit pour cela de mettre en contact l'échantillon étudié et une émulsion nucléaire, d'irradier l'ensemble dans un flux de neutrons lents et de développer : les zones riches en bore sont révélées par la présence des petites traces caractéristiques hélium-lithium.

Là encore, l'essentiel de la technique a été décrit dans notre publication (Garin, Thellier) de 1958 ; et je me contenterai d'apporter ici quelques précisions nouvelles, notamment en ce qui concerne le mode de calcul des teneurs en bore correspondant à une intensité de traces déterminée.

a) Calcul des teneurs en bore.

1. Hypothèse de départ et signification des symboles. (cf. I. Curie, 1946)

Le problème est tout différent de celui que nous avons résolu dans le cas des analyses de solutions contenant du bore : ici, le bore se trouve à l'extérieur de l'émulsion, distribué dans un échantillon d'épaisseur appréciable, à l'intérieur duquel les particules (α ou Lithium) parcourent une partie au moins de leur trajet. Les traces retrouvées dans l'émulsion sont donc généralement courtes, et, comme elles correspondent nécessairement à la fin du parcours des particules, c'est-à-dire au maximum d'ionisation, elles apparaissent toujours relativement épaisses quelle que soit leur inclinaison dans l'émulsion. Pour ces deux raisons, il est plus aisé que dans le cas précédent de faire, par contraste, la distinction entre les plus courts des fragments de traces α ou Li et les grains accidentellement développés ; et l'on peut admettre qu'il est possible de reconnaître toute trace qui a un parcours de 2μ au moins dans l'émulsion, quelle que soit sa pente.

Par ailleurs, nous pouvons toujours distinguer (cf. fig.16) quatre types de traces selon le niveau final de la réaction nucléaire et la direction de l'émission de la particule α . Si elles parcouraient tout leur trajet dans l'émulsion, ces traces, nous l'avons vu (tableau 2), auraient pour longueur respectivement 2,2 2,5 4,9 et 5,9 μ ; mais comme elles traversent une partie de l'échantillon, leur longueur réelle est différente et dépend dans chaque cas de la nature de l'échantillon (cf. tableau 5) et de la distance à l'émulsion de l'atome de bore activé.

Soient alors :

- l_i (en μ) : la longueur de la trace i considérée, supposée contenue entièrement dans l'échantillon.
- r : le rapport entre les longueurs de la trace considérée, respectivement dans l'échantillon et dans l'émulsion.
- x (en μ) : la distance à l'émulsion de l'atome de bore dont est issue la trace considérée.
- x_{0i} (en μ) : la valeur maximum de x au-delà de laquelle la trace i a une probabilité nulle d'être reconnaissable.
- γ : l'angle maximum, pour une valeur de x donnée, que fait avec la normale à l'émulsion la dernière trace reconnaissable.
- $R_{(x)}$: le rendement à une distance x donnée ; c'est-à-dire le rapport entre le nombre de traces reconnaissables et le nombre total de traces issues de ce plan.
- N : le nombre d'atomes de ^{10}B par cm^3 d'échantillon.

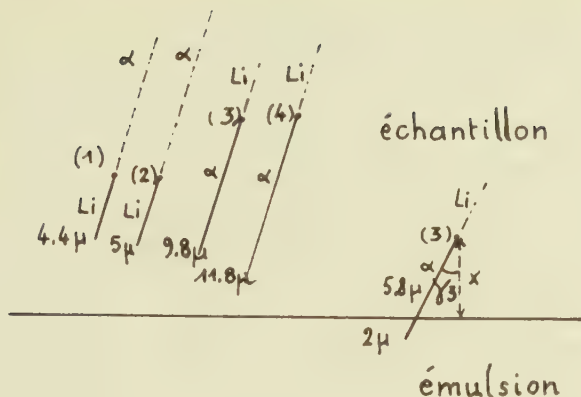


Figure 16.

- à gauche, types de traces (1), (2), (3) et (4) ayant la totalité de leur trajet dans l'échantillon (caractérisé par exemple par $r = 2$). On a représenté en trait plein la trace (Li ou α) qui est dirigée vers l'émulsion.

- à droite, exemple d'angle limite γ_3 , à une distance x de l'émulsion, pour une trace de type 3. Le trajet de 2μ dans l'émulsion correspondrait ici à 4μ dans l'échantillon : le trajet maximum effectif dans l'échantillon pour que la trace reste observable est donc $5,8 \mu$.

- $\mathcal{Q}$: le poids de ^{10}B par cm^3 d'échantillon.
- N_0 : le nombre d'atomes de bore activés par cm^3 d'échantillon.
- N'' : le nombre total de traces de ^{10}B effectivement observables par cm^2 d'émulsion, avec : $N'' = \text{nombre total de traces par cm}^2$ diminué du nombre de traces dues à l'azote par cm^2 .
- σ et Φ : même signification qu'au paragraphe précédent (III B 2 a, p. 29).

Nous effectuerons alors le calcul des teneurs en bore correspondant aux densités de traces observées dans les deux cas qui peuvent se présenter expérimentalement : échantillon homogène épais, et échantillon formé de couches minces successives ; puis, après avoir donné quelques valeurs quantitatives de r pour des échantillons de différentes natures, nous essaierons de trouver une confirmation expérimentale à ces calculs.

§ . Cas d'un échantillon homogène épais.

Nous entendons par là un échantillon où la distribution du bore peut être considérée comme uniforme, et dont l'épaisseur est supérieure à x_0 pour les 4 types de traces.

Nous pouvons écrire (cf. fig. 16, à droite) :

$$x_{0,i} = l_i - 2r \quad (23)$$

$$\text{et : } \frac{x}{\cos \gamma_i} = l_i - 2r \quad (24)$$

$$\text{soit : } \cos \gamma_i = \frac{x}{l_i - 2r} \quad (25)$$

Un raisonnement tout à fait analogue à celui que nous avons fait plus haut (§ b α p. 32) montre que, pour chaque type de trace :

$$R_{i(x)} = \frac{2 \pi (1 - \cos \gamma_i)}{2 \pi} = 1 - \cos \gamma_i \quad (26)$$

ce qui correspond, pour celles qui sont émises d'une épaisseur dx à la distance x , à un nombre de traces effectivement comptées par cm^2 :

$$\begin{aligned} dN''_i &= 10^{-4} \cdot N_o \cdot R_{i(x)} \cdot dx \\ dN''_i &= 10^{-4} \cdot N_o \cdot (1 - \cos \gamma_i) dx \end{aligned} \quad (27)$$

soit, en intégrant entre $x = 0$ et $x = x_{oi} = l_i - 2r$, et en combinant avec l'équation (25) :

$$N''_i = 10^{-4} N_o \int_0^{l_i-2r} \left(1 - \frac{x}{l_i-2r}\right) dx \quad (28)$$

$$N''_i = 10^{-4} N_o \left[x - \frac{x^2}{2(l_i-2r)} \right]_0^{l_i-2r}$$

$$N''_i = 10^{-4} \frac{N_o}{2} (l_i - 2r) \quad (29)$$

Et le nombre total N'' de traces de bore 10 obtenu par cm^2 d'émulsion correspond à la moyenne pondérée :

$$N'' = 0,47 N''_1 + 0,03 N''_2 + 0,47 N''_3 + 0,03 N''_4 \quad (30)$$

soit :

$$N'' = 10^{-4} \frac{N_o}{2} [0,47 (l_1 + l_3 - 4r) + 0,03 (l_2 + l_4 - 4r)] \quad (31)$$

N_o se calcule très facilement, par analogie avec l'équation (3) :

$$N_o = 242 \text{ g } \Phi \quad (32)$$

Donc, en combinant avec l'équation (31) :

$$\mathcal{Q}_g^{10} \text{ B/cm}^3 \text{ échant. } \neq \frac{1}{0,012 [0,47 (l_1 + l_3 - 4r) + 0,03 (l_2 + l_4 - 4r)] \Phi} N'' \quad (33)$$

γ. Cas d'un échantillon formé de couches minces (fig.17).

Nous verrons plus loin que le problème n'admet de solution complète, satisfaisante pour interpréter les expériences, que dans quelques cas particuliers. Nous l'aborderons néanmoins sous son aspect le plus général.

Soient $x', x'', x''', \dots x^{(j)}, \dots$ les distances en μ des surfaces supérieures des couches successives de l'échantillon à la surface de l'émulsion ; et soient $\mathcal{Q}', \mathcal{Q}'', \mathcal{Q}''', \dots \mathcal{Q}^{(j)}, \dots$ les teneurs en bore 10 (en g/cm^3) de ces couches. Dans la suite du calcul tout indice j ou exposant j signifie qu'il s'agit d'une grandeur correspondant à la couche j , de la même façon que l'indice i signifie qu'il s'agit d'une grandeur correspondant au type de trace i . Nous admettrons de plus que r reste sensiblement constant d'une couche à l'autre d'un échantillon donné.

Considérons alors une couche j quelconque d'épaisseur $(x^{(j)} - x^{(j-1)})$ et une trace de type quelconque i émise de cette couche à la distance x de l'émulsion, avec évidemment :

$$x^{(j-1)} < x < x^{(j)} \quad (34)$$

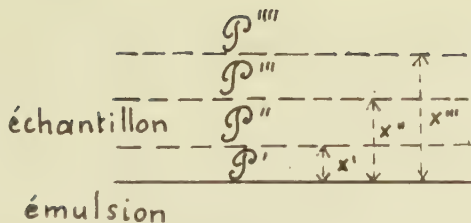


Figure 17 - Exemple d'échantillon en couches minces.

Dans un tel échantillon, on a au moins

$$x^i < x_{04}$$

x^i, x'' etc., représentent les teneurs en bore (g/cm^3) des couches successives.

Le calcul se mène exactement comme dans le cas précédent, et nous obtenons une intégrale très voisine de celle que nous avons eue (28), avec comme seule différence, une borne inférieure d'intégration qui est $x^{(j-1)}$ au lieu de 0, et comme borne supérieure deux valeurs possibles $x^{(j)}$ ou $(l_i - 2r)$ selon que $x^{(j)}$ est inférieur ou supérieur à $(l_i - 2r)$. Notons au passage que le cas où $x^{(j-1)}$ serait supérieur à $(l_i - 2r)$ signifie simplement qu'aucune trace du type i, issue de la couche j, n'est décelable dans l'émulsion. Nous trouvons finalement pour nombre N_{ij}'' de traces du type i, émises par la couche j, par cm^2 d'émulsion, deux valeurs possibles selon la valeur de $x^{(j)}$:

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{ij}'' \neq 0,024 x^{(j)} (x^{(j)} - x^{(j-1)}) \left(1 - \frac{x^{(j)} + x^{(j-1)}}{2(l_i - 2r)} \right) \Phi \quad \text{si } x_j < l_i - 2r \end{array} \right. \quad (35)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{ij}'' \neq 0,024 x^{(j)} (l_i - 2r - x^{(j-1)}) \left(1 - \frac{l_i - 2r + x^{(j-1)}}{2(l_i - 2r)} \right) \Phi \quad \text{si } x_j > l_i - 2r \end{array} \right. \quad (36)$$

Et nous pouvons regrouper ces deux formules sous la forme :

$$N_{ij}'' \neq 0,024 x^{(j)} \Delta_{ij} \Phi \quad (37)$$

en remarquant bien que, selon le type de trace envisagé, Δ_{ij} peut prendre l'une ou l'autre des formes :

$$\left\{ \begin{array}{l} \Delta_{ij} = (x^{(j)} - x^{(j-1)}) \left(1 - \frac{x^{(j)} + x^{(j-1)}}{2(l_i - 2r)} \right) \end{array} \right. \quad (38)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \Delta_{ij} = (l_i - 2r - x^{(j-1)}) \left(1 - \frac{l_i - 2r + x^{(j-1)}}{2(l_i - 2r)} \right) \end{array} \right. \quad (39)$$

Le nombre total N_j'' de traces de bore 10 provenant de la couche j que l'on retrouve par cm^2 d'émulsion s'obtient alors par la moyenne pondérée :

$$N_j'' = 0,47 N_{1j}'' + 0,03 N_{2j}'' + 0,47 N_{3j}'' + 0,03 N_{4j}'' \quad (40)$$

Soit :

$$N_j'' = 0,024 x^{(j)} \left[0,47 (\Delta_{1j} + \Delta_{3j}) + 0,03 (\Delta_{2j} + \Delta_{4j}) \right] \Phi \quad (41)$$

d'où :

$$x^{(j)} = \frac{1}{0,024 [0,47 (\Delta_{1j} + \Delta_{3j}) + 0,03 (\Delta_{2j} + \Delta_{4j})] \Phi} N_j'' \quad (42)$$

Les équations (41) et (42) nous donnent la solution générale du problème ; mais on remarque que l'équation (42) n'est, en général, pas immédiatement utilisable pour calculer les teneurs en bore $x^{(j)}$ des couches successives, car il est impossible de savoir, par simple observation des traces dans l'émulsion, quelle en est la fraction N_j'' qui provient des atomes de bore de la couche j. Il y a pourtant deux cas (échantillons formés d'une

seule couche mince, ou de couches enveloppantes concentriques) où le calcul de ρ peut être mené à son terme. Nous les examinerons successivement.

Le cas de l'échantillon formé d'une seule couche mince (d'épaisseur inférieure à $x_{0.9}$) ne présente aucune difficulté et l'on obtient sa teneur en bore par application de la formule (42) à la seule couche existante.

Lorsqu'il s'agit d'un échantillon à couches enveloppantes concentriques (cellule vivante par exemple), on divisera l'émulsion en zones correspondant aux parties verticales (donc épaisses) des différentes couches (cf. fig. 18). C'est ainsi que, pour une cellule, nous considérerons dans l'émulsion les zones a correspondant à la membrane, b au cytoplasme, c à la vacuole, etc. (d'autres zones pouvant être définies également pour le noyau, les plastides, etc.) ; et les surfaces de ces zones pourront être approximativement mesurées à l'aide d'un oculaire à micromètre. On obtient alors les teneurs

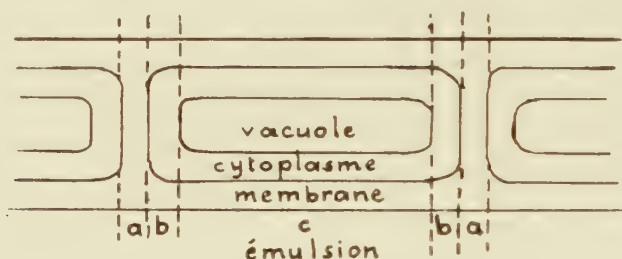


Figure 18.
Division de l'émulsion en zones correspondant aux différentes parties de la cellule.
(Schéma).

des différentes parties de la cellule :

. Pour la membrane, directement à partir de la densité de traces de bore 10 retrouvées en zone a (formule 33).

. Pour le cytoplasme, en soustrayant de la densité de traces observées en zone b, la densité de traces correspondant à la membrane dans cette zone (formule 41), puis en calculant la teneur en bore correspondant à cette densité de traces à l'aide de la formule 42.

. Pour la vacuole, en opérant de la même façon que pour le cytoplasme, mais après avoir soustrait les densités de traces calculées qui correspondent à la membrane et au cytoplasme.

Remarquons que le calcul reste valable si l'échantillon étudié est formé d'un empilement de plusieurs cellules ; en effet, étant donné le faible parcours des particules α et Li du bore 10, on peut admettre que le second niveau de cellules (et à fortiori les suivants), ne provoque l'apparition dans l'émulsion que d'un nombre de traces nul ou négligeable.

8. Valeurs de r selon la nature de l'échantillon.

Ces valeurs (cf. tableau 5) ont été obtenues à partir des résultats de Mayr, Bruner et Brucer (1953), des analyses de Terroine et Colin (1926), et par application de la formule empirique de Bragg et Kleeman, valable pour les particules lourdes (α et noyaux de recul par exemple) :

$$\frac{d_2}{d_1} = \frac{\rho_1}{\rho_2} \frac{\sqrt{A_2}}{\sqrt{A_1}}$$

$\frac{d_2}{d_1}$ est le rapport des parcours d'une même particule dans deux milieux 2 et 1 de densités ρ_2 et ρ_1 , et de masses atomiques A_2 et A_1 . Et si l'un des milieux n'est pas un élément pur mais un composé ou un mélange, on lui attribue, par moyenne pondérée, une masse atomique équivalente A telle que :

$$\sqrt{A} = \sum n_i \sqrt{A_i} \qquad \text{(Guillien, 1960)}$$

Ces valeurs de r permettent évidemment de calculer les longueurs l_i des traces dans ces différents milieux lorsqu'on connaît leur longueur dans l'émulsion.

Tableau 5

Valeurs de r pour différents milieux
(r = rapport de la longueur dans le milieu considéré
à la longueur dans l'émulsion)

Papier chromatographique	Cendres végétales	Eau et tissus vivants	Emulsion
3,8	3	2	1

c. Contrôle expérimental des résultats précédents.

Une expérience a été réalisée, à l'aide de petits papiers chromatographiques imprégnés d'acide borique en solution, pour éprouver la validité des calculs précédents ; les résultats obtenus, comparés aux prévisions théoriques (formule 33 et tableau 5), sont représentés sur le tableau 6.

Tableau 6

Nombre de traces recueillies en fonction de la teneur en bore de l'échantillon (comparaison des résultats prévus par le calcul et expérimentalement mesurés)

- échantillons de papier chromatographique imprégnés de ^{10}B
- flux total de neutrons utilisé : $3,2 \cdot 10^{10} \text{ n/cm}^2$

Teneur en bore ^{10}B des échantillons (en g/cm^3 d'échantillon)	Nombre de traces de bore par cm^2 d'émulsion		Ecart
	calculé	expérimental	
9,3. 10^{-6}	0,021. 10^6	0,033. 10^6	44 %
18,6 "	0,043 "	0,073 "	52 %
74,4 "	0,17 "	0,19 "	11 %
297,5 "	0,69 "	0,94 "	33 %
1190,0 "	2,76 "	3,92 "	35 %

L'ordre de grandeur est donc respecté ; de plus, lors du séchage des échantillons de papier imprégnés de bore, il y a eu migration du bore de l'intérieur vers la surface du papier (vérifiée expérimentalement avec des empilements de papier), ce qui a provoqué une erreur par excès des résultats mesurés ; et, ces résultats mesurés étant toujours supérieurs aux valeurs calculées, on peut s'attendre à ce que, pour les échantillons réels (tissu végétal), l'écart entre les résultats des mesures et la réalité soit plus faible.

b) Préparation des échantillons.

Les échantillons (fragments ou coupes de tissus) ont été utilisés sous trois formes :

α. Echantillon incinéré.

L'incinération de l'échantillon se fait au four à moufle, à 550° environ : elle provoque l'élimination complète de l'azote de l'échantillon dont les traces auraient pu se confondre avec des traces de bore ; elle concentre dans un plus petit volume le bore contenu dans l'échantillon, ce qui augmente la précision du dosage ; elle permet enfin de considérer l'échantillon comme homogène en épaisseur, en première approximation, ce qui simplifie considérablement les calculs (formule 33). En revanche, elle rend l'échantillon très fragile, si bien que ce dernier est presque toujours détruit lors du développement ; sauf dans les cas, d'ailleurs imprévisibles et incontrôlables, où les contours cellulaires sont dessinés sur l'émulsion par des effets pseudo-photographiques⁽¹⁾ de contact (cf. fig. 19), la microlocalisation en devient alors un peu imprécise.

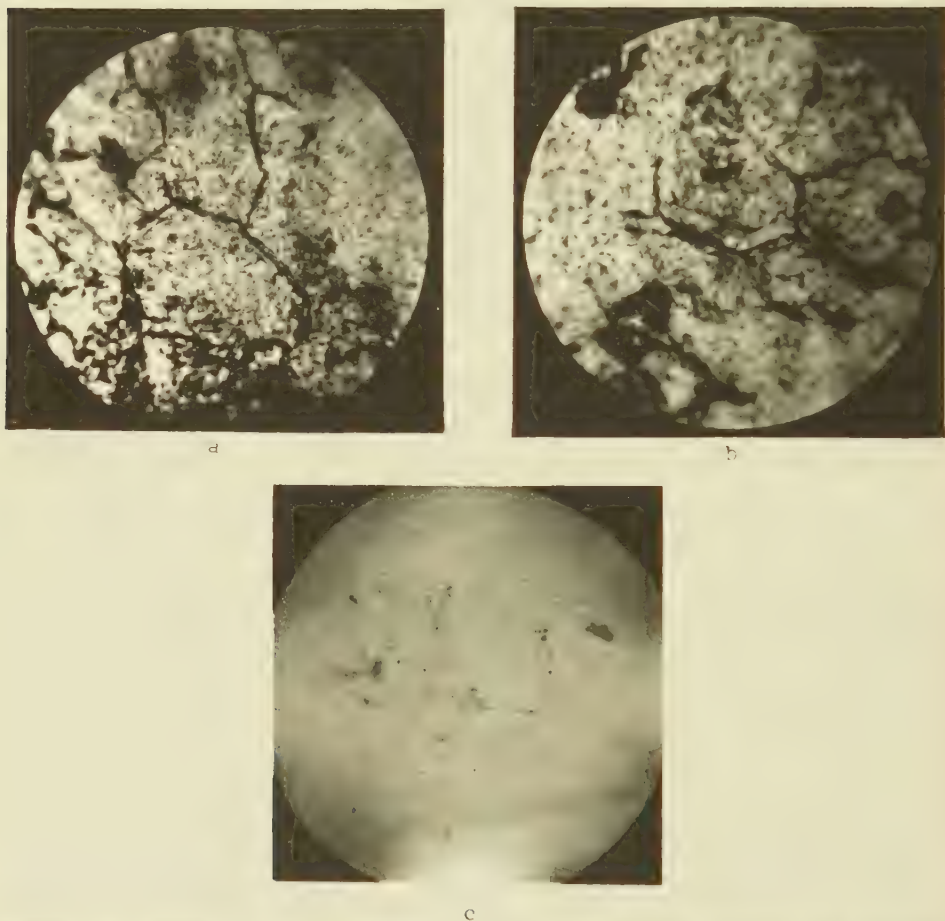


Figure 19 - Exemples de microlocalisation obtenue avec des échantillons incinérés (grandissement 360).

a et b : cellules de *Raphanus sativus* ; a, dans une zone particulièrement riche (500 p.p.m. environ) ; b, dans une zone plus pauvre (100 p.p.m. environ).
c : faisceau ligneux dans une tige de haricot enrichi en bore 10. Les effets pseudo-photographiques ont dessiné d'un léger grisé la trace des parois des vaisseaux, où l'on note une assez forte accumulation de bore.

(1) Sous l'effet de la pression de l'échantillon il se produit parfois un noircissement local de l'émulsion qu'on appelle effet pseudo-photographique.

Cette technique est donc mal adaptée à la microdétection très fine du bore, à l'intérieur d'une cellule par exemple ; elle convient bien, par contre, pour étudier les teneurs le long d'un échantillon un peu plus important, et c'est dans ce but que je l'ai souvent employée ici.

β . Echantillon lyophilisé.

Cette technique présente sur la précédente les avantages de conserver parfaitement la structure du tissu et de laisser à ce dernier une résistance mécanique suffisante pour qu'il puisse subir le développement sans être détruit : elle permet donc d'envisager une microdétection du bore au niveau cellulaire.

Malheureusement, elle conserve l'azote de l'échantillon ; elle s'accompagne d'une réduction de volume bien moindre que dans le cas précédent ; et surtout, à la suite d'une réhydratation partielle de l'échantillon au contact de l'émulsion, elle permet la libération de diastases ou d'autres composés organiques dont l'activité se traduit souvent par un mauvais développement des traces au voisinage de l'échantillon (cf. fig. 30).

Pour toutes ces raisons la sensibilité du dosage est encore très mauvaise, comme nous le verrons plus loin, avec cette technique : elle est actuellement en cours d'amélioration, mais n'a guère donné jusqu'ici de résultats intéressants.

γ . Echantillon vivant brut. (ni incinéré, ni lyophilisé).

Cette technique présente, en plus graves, tous les inconvénients de la précédente, et son seul intérêt vis-à-vis de cette dernière est sa mise en oeuvre rapide et peu délicate. Je ne l'ai utilisée que pour quelques essais préliminaires.

c) Contact échantillon-émulsion.

Les émulsions, C₂ ou K₂ de Ilford, peuvent être utilisées de trois façons différentes.

α . Plaques photographiques toutes préparées.

Ces plaques se présentent sous la forme d'une couche très régulière d'émulsion (10 μ d'épaisseur dans mes expériences) fixée sur un support de verre. L'échantillon est placé entre une lame de verre et l'émulsion (voir fig. 20). et l'on en prend le contour sur papier calque. Puis on irradie, on enlève la lame de verre et l'échantillon et l'on développe. Avant l'observation, on colle le calque sous le support de l'émulsion et il indique la position approximative de l'échantillon pendant l'irradiation.

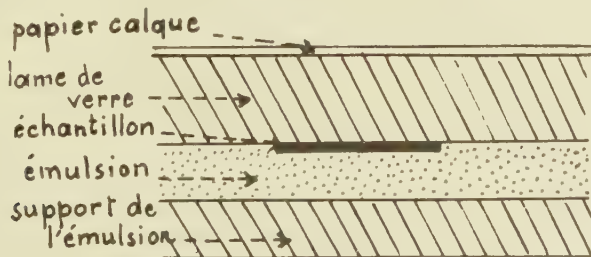


Figure 20 - Préparation des échantillons avant l'irradiation. Utilisation d'une plaque photographique toute préparée.

Cette façon de procéder est commode et peut servir à l'un quelconque des trois types d'échantillons décrits ci-dessus (III B 3 b p.43) ; c'est celle que j'ai utilisée le plus couramment. Il n'y a malheureusement pas moyen, quel que soit le genre d'échantillon employé, de conserver celui-ci au contact de l'émulsion pendant le développement ; il faut donc, pour procéder à la localisation, se référer uniquement aux calques et, le cas échéant, aux effets pseudo-photographiques.

β . Emulsions pelliculables.

Ces émulsions se présentent sous la forme d'un film fin sans support et d'épaisseur homogène (10 μ dans mes expériences). Ces films (cf. fig.21) imbibés d'eau, peuvent être déposés sur une lame de verre où l'on a placé l'échantillon ; ils adhèrent à la lame en séchant. Après irradiation et développement, on obtient des préparations où l'échantillon se trouve en place, juste au-dessous de l'émulsion, et il est commode d'établir la correspondance entre les traces de bore et les différents points du tissu.

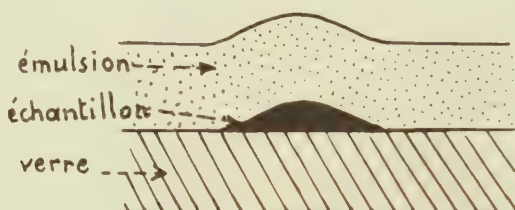


Figure 21 - Préparation d'un échantillon sous une émulsion pelliculable.

Cette préparation ne peut évidemment pas se faire avec des échantillons incinérés, dont la structure serait complètement bouleversée par le dépôt du film humide. Il faut donc utiliser des échantillons lyophilisés ou bruts ; et encore peut-on craindre (outre l'effacement des traces déjà signalé plus haut) une légère migration du bore soluble de l'échantillon dans l'émulsion tant que la préparation n'est pas sèche. De plus, les films se décollent et se déplacent parfois pendant le développement, ce qui risque de provoquer des erreurs dans la localisation. Pour toutes ces raisons, j'ai finalement peu utilisé cette technique pourtant séduisante à priori.

γ . Emulsions en gel.

Cette émulsion peut être liquéfiée à 45° et coulée sur les échantillons, ce qui donne finalement une préparation assez analogue à la précédente. Toutefois, la couche d'émulsion est ici beaucoup moins régulière en épaisseur et il faut prendre garde de bien mesurer cette épaisseur en chaque point d'observation pour pouvoir calculer convenablement la correction de traces d'azote de l'émulsion ; par contre, ces dépôts d'émulsion restent beaucoup mieux en place, lors du développement, que les films pelliculables.

Les premiers essais de microlocalisation dans la cellule ont été effectués selon cette technique (cf. fig.30).

4/ Remarques complémentaires.

a) Expression des résultats.

Dans le cas de l'analyse d'une solution l'expression des résultats, en g de bore par ml de solution, ne pose aucun problème. Il n'en est pas de même avec les tissus végétaux ou les teneurs sont obtenues en g de bore par cm³ d'échantillon, qu'il s'agisse d'un tissu frais, lyophilisé ou incinéré ; pour passer à une unité plus classique, le g/g sec par exemple, il faut donc utiliser un coefficient $\frac{1}{K}$ avec :

$$K = \frac{\text{Poids sec en g de l'échantillon}}{\text{Volume en cm}^3 \text{ de l'échantillon}}$$

Lorsqu'il s'agit d'échantillons frais, K peut être pris égal, approximativement, au rapport $\frac{\text{Poids sec}}{\text{Poids frais}}$, c'est-à-dire à 0,05 environ. Lorsqu'il s'agit d'échantillons incinérés, il faut déterminer expérimentalement quel volume de cendres correspond à un poids donné de tissus secs ; cette mesure, difficile et peu précise, a été réalisée plusieurs fois par déplacement d'huile sous vide dans une fiole jaugée, ou par mesure directe du volume de cendres compressées dans un récipient de volume connu ; les valeurs obtenues avec ces deux méthodes sont indiquées dans le tableau 7 ; on a vérifié, en comparant les résultats de dosages par les neutrons avec ceux de dosages colorimétriques classiques, que la seconde méthode donnait les valeurs de K les plus acceptables : c'était d'ailleurs prévisible puisqu'elle tient compte de ce que les échantillons ne sont pas compacts mais contiennent une certaine quantité d'air entre les grains de cendre proprement dits.

Tableau 7

Mesures de la valeur de K par différentes méthodes et sur différents tissus incinérés.

- K = Poids sec en g de l'échantillon/volume en cm³ de l'échantillon
- Méthode (1) = déplacement d'huile
- Méthode (2) = mesure directe.

Méthode de mesure	Echantillon végétal utilisé	Aspect des cendres	Valeurs de K
(1)	Haricots (tiges)	blanches	8,5
	Haricots (feuilles)	blanches	11
	Radis (feuilles)	grises	7
(2)	Radis (feuilles)	blanches	5,5
	Radis (feuilles)	grises	2,6

Nous admettrons finalement que l'on a, en moyenne, pour les cendres très blanches :

$$K = 5,5 \quad (43)$$

Toutefois, cette valeur de K étant déterminée avec une imprécision certaine et étant susceptible par ailleurs de varier de façon incontrôlable d'une fraction à l'autre d'un même échantillon (racines, tiges, feuilles, bourgeons, ..), nous n'exprimons les résultats en g. par g. de matière sèche (ou en p.p.m.) que pour les comparaisons d'ensemble et nous conservons l'unité "g de bore par cm³ de tissus" pour tous les résultats quantitatifs précis.

b) Limites de la précision du dosage.

Avec les émulsions dont nous disposons actuellement, il est pratiquement impossible d'utiliser un flux total de neutrons supérieur à 10^{11} par cm^2 ; et l'on peut considérer que, dans ces conditions, le nombre minimum de traces de ^{10}B qu'il est statistiquement possible de distinguer des traces d'azote dans l'émulsion est de 10^6 par cm^2 . La limite de précision du dosage est donc :

- pour du bore en solution (formule 3) : $4,10^{-9}$ g par cm^2 d'émulsion.

- pour un échantillon incinéré (formules 33 et 43 et tableau 5) : 2 p.p.m. environ.

- pour un échantillon de tissus vivants (approximativement, en faisant le calcul comme s'il s'agissait d'un échantillon homogène) (formule 33) : 300 p.p.m.

Et ceci nous montre combien peu précise est la détermination du bore dans un tissu vivant à l'heure actuelle : tant que nous ne disposerons pas d'émulsions susceptibles de supporter un flux de 10^{13} environ, il ne sera donc possible d'effectuer de microlocalisation au niveau de la cellule, sur des tissus vivants, que s'ils ont été fortement enrichis en bore. C'est d'ailleurs ce que nous vérifierons expérimentalement dans la deuxième partie (chapitre I, p. 63).

Seule la microanalyse de tissus incinérés permet donc, pour l'instant, d'apprécier des teneurs de l'ordre de la p.p.m.

DEUXIÈME PARTIE

RÉSULTATS



CHAPITRE I

RÉPARTITION DU BORE CHEZ LES ÊTRES VIVANTS

Un premier groupe d'observations, consacré à la mesure, par des méthodes classiques, de la teneur moyenne en bore des différents tissus vivants, fait le lien avec les travaux -rapportés dans l'historique- qui ont été effectués par les auteurs antérieurs. Nous étudierons ensuite, grâce à l'activation par les neutrons lents, la localisation et les déplacements du bore chez les végétaux.

I - TENEURS EN BORE DE DIFFERENTS TISSUS VIVANTS

Toutes les déterminations ont été effectuées par la méthode analytique de Martin (1954) au chromotrope 2 B.

A - RESULTATS EXPERIMENTAUX -

Pour faciliter les comparaisons, les résultats sont regroupés selon l'origine écologique des sujets analysés ; ils sont décrits dans les tableaux 8 à 12, où sont utilisées les abréviations suivantes : P, pour *plante*, p, pour *plantule*, D, pour *dicotylédone*, M, pour *monocotylédone*, et f, pour *feuille*. Dans quelques cas où les déterminations étaient difficiles, faute de fleurs ou de fructifications par exemple, on s'est contenté d'indiquer le genre des plantes étudiées.

B - DISCUSSION -

On constate de notables variations de teneur d'un tissu à l'autre ; et si ces différences proviennent pour une part du milieu (valeurs allant du simple au double pour deux *Senecio vulgaris* et du simple au triple pour deux *Avena elatior*, selon le lieu de prélèvement), elles dépendent aussi beaucoup de la nature des sujets étudiés. Aussi envisagerons-nous séparément les cas des Angiospermes, des Cryptogames et des animaux.

1/ Répartition du bore chez les Angiospermes.

En première approximation, nous retrouvons les constatations de Gabriel Bertrand : en particulier, les Dicotylédones apparaissent effectivement plus riches, en général, que les Monocotylédones ; on note toutefois des exceptions importantes, et les trois plantes qui se sont révélées les plus riches sont justement des Monocotylédones (*Zostera marina*, *Lemna minor* et *Lemna trisulca*). Or, s'il est possible, pour expliquer l'importance des quantités relevées chez la première, d'invoquer la forte teneur du milieu marin (Gast et Thompson, 1958), il n'en est pas de même pour les deux suivantes qui ont été prélevées dans des bassins d'eau douce où vivent, par ailleurs, des plantes à concentration moyenne ou même très faible (*Potamogeton natans*). On est donc conduit

Tableau 8

Teneurs en bore chez différentes espèces de végétaux terrestres.

- Plantes entières.

- Teneurs exprimées en "parties par million de parties de tissu sec".

Origine		Organisme étudié		Teneurs en bore (p. p. m.)
Localité	Type de sol	Groupe	Espèce	
Gaille- fontaine (Seine maritime)	Cour pavée	D. Géraniacée	<i>Geranium Robertianum</i>	56
	id.	D. Composée	<i>Senecio vulgaris</i>	143
	id.	D. Caryophyllacée	<i>Sagina</i>	72
	id.	Mousse	<i>Hypnum</i>	112
	id.	Hépatique	<i>Marchantia polymorpha</i>	45
	Parterre	D. Violacée	<i>Viola tricolor</i>	65
St Remy - lès- Chevreuses (S. et O.)	Terrain vague	D. Papilionacée	<i>Lotus corniculatus</i>	35
		D. Composée	<i>Senecio vulgaris</i>	70
		D. Plantaginée	<i>Plantago lanceolata</i>	45
		D. Rubiacée	<i>Galium aparine</i>	55
		M. Graminée	<i>Avena elatior</i>	23
		id.	<i>Dactylis glomerata</i>	28
		id.	<i>Holcus lanatus</i>	32
Paris (Sorbonne)	Compost	id.	<i>Poa</i>	21
		D. Sterculariacée	<i>Stercularia theobroma</i>	79
Cernay	Champs	M. Graminée	<i>Poa</i>	31
		D. Papilionacée	<i>Medicago sativa</i>	52
		id.	<i>Trifolium</i>	32
Paris (Museum)	Terre	M. Graminée	<i>Avena elatior</i>	26
		Selaginelle	<i>Selaginella uncinata</i>	42

Tableau 9

Teneurs en bore chez différentes espèces de végétaux terrestres.

- Répartition entre divers organes.

- Teneurs exprimées en "parties par million de parties de tissu sec"

Origine		Organisme étudié			Teneurs en bore (p.p.m.)
Localité	Type de sol	Groupe	Espèce	Organe	
Paris Sorbonne	Milieu artificiel B. $4 \cdot 10^{-7}$	D. Composée	<i>Helianthus annuus</i>	P. entière	139
		id.	id.	Apex	250
		id.	id.	Crown-gall	72
	Terre	D. Crassulacée	<i>Bryophyllum</i>	Feuille	194
	id.	id.	id.	p. bourgeonnée	338
	Compost	Fougère	<i>Microgramma lycopodioides</i>	f. fertile	94
	id.	id.	id.	f. stérile	116
	id.	id.	<i>Platycerium stemmaria</i>	f. fertile + spores	40
	id.	id.	id.	f. fertile ss spores	50
	id.	id.	id.	f. stérile	34
St-Maur (Seine)	Jardin	D. Crucifère	<i>Raphanus sativus</i>	racine	89
	id.	id.	id.	hypocotyle	93
	id.	id.	id.	f. adulte	131
	id.	id.	id.	f. jeune + apex	111
	id.	id.	id.	graines	50
Gaille-fontaine	Cour pavée	Hépatique	<i>Marchantia polymorpha</i>	thalle	60
		id.	id.	fructifications	42
		id.	id.	corbeille prop.	141
Vallée de la Bièvre	Champ	D. Papilionacée	<i>Medicago lupulina</i>	fleur	114
	id.	id.	id.	P. entière	79
	id.	D. Crucifère	<i>Sinapis arvensis</i>	fleur	45
	id.	id.	id.	P. entière	103
	id.	D. Composée	<i>Senecio vulgaris</i>	fleur	53
	id.	id.	id.	P. entière	62
	id.	D. Plantaginée	<i>Plantago lanceolata</i>	fleur	53
	id.	id.	id.	P. entière	88
	id.	M. Graminée	<i>Avena elatior</i>	fleur	33
	id.	id.	id.	P. entière	63
	id.	Prêle	<i>Equisetum palustre</i>	tige stérile	129
	id.	id.	id.	tige fertile jeune	43
	id.	id.	id.	tige fertile adulte	114
	id.	id.	id.	fructifications	37
	Mur	Mousse	<i>Barbula muralis</i>	gametophyte	156
	id.	id.	id.	sporophyte	156

Tableau 10

Teneurs en bore chez différentes espèces de végétaux marins.

- Prélèvements effectués au Laboratoire maritime de Roscoff (Finistère).

- Teneurs exprimées en "parties par million de parties de tissu sec".

Organisme étudié			Teneurs en bore (p.p.m.)
Groupe	Espèce	Organe	
Mono-cotylédone		P. entière	345
Algue rouge	<i>Gigartina stellata</i>	P. entière	198
id.	<i>Gigartina acicularis</i>	id.	182
id.	<i>Phyllophora epiphylla</i>	id.	482
id.	<i>Rhodomenia palmeta</i>	id.	188
id.	<i>Dilsea carnea</i>	id.	138
id.	<i>Laurentia pinnatifida</i>	id.	315
Algue brune	<i>Ascophyllum nodosum</i>	P. entière	158
id.	<i>Colpomenia peregrina</i>	id.	180
id.	<i>Hizanthalia elongata</i>	thalle	147
id.	id.	fructifications jeunes	178
id.	id.	fructifications mûres	133
id.	<i>Bifurcaria rotunda</i>	parties stériles, base	322
id.	id.	parties stériles, sommet	178
id.	id.	fructifications	165
id.	<i>Pelvetia canaliculata</i>	P. entière non fructifiée	90
id.	id.	P. entière fructifiée	180
id.	id.	P. fructifiée, partie stérile	116
id.	id.	fructifications	113
id.	<i>Laminaria saccharina</i>	P. entière jeune	170
id.	id.	Lame (zone en croissance)	108
id.	id.	lame (zone âgée)	148
id.	id.	stipe	241
id.	id.	crampons	215
id.	<i>Laminaria digitata</i>	lame (zone en croissance)	181
id.	id.	lame (zone âgée)	148
id.	id.	stipe	168
id.	id.	crampons	281
id.	id.	fructifications	111
id.	<i>Laminaria ochroleuca</i>	lame (zone en croissance)	158
id.	id.	lame (zone âgée)	135
id.	id.	stipe	148
id.	id.	crampons âgés	278
id.	id.	crampons en croissance	457
id.	id.	zones reproductrices	129
Algue verte	<i>Ulva lactuca</i>	P. entière	94
id.	<i>Feterosomorpha compressa</i>	id.	298
id.	<i>Feterosomorpha ramulosa</i>	id.	210
Algue bleue	<i>Spirula labyrinthiformis</i>	P. entière	290

Tableau 11

Teneurs en bore chez différentes espèces de végétaux d'eau douce

- Teneurs exprimées en "parties par million de parties de tissu sec"

Origine	Organismes étudiés			Teneurs en bore (p.p.m.)
	Groupe	Espèce	Organe	
Paris (Muséum)	M. Hydrocaridacée	<i>Helodea canadensis</i>	P. entière	57
	Characée	<i>Chara</i>	id.	40
	Fougère	<i>Marsilia quadrifolia</i>	parties aériennes	54
	id.	id.	racines	120
	id.	id.	sporocarpes	38
Paris (E. N. S. des sc. (Ulm))	M. Lemnacee	<i>Lemna trisulca</i>	P. entière	1400
	id.	<i>Lemna minor</i>	id.	645
	M. Ceratophyllacée	<i>Ceratophyllum demersum</i>	id.	54
	M. Potamogetacée	<i>Potamogeton natans</i>	id.	19
	Fougère	<i>Azolla filiculoides</i>	id.	122
	Mousse	<i>Hypnum elodes</i>	id.	151
	Hépatique	<i>Riccia fluitans</i>	id.	125
	Algue	<i>Cladophora</i>	id.	81

Tableau 12

Teneurs en bore de divers tissus animaux.

- Teneurs exprimées en "parties par million de parties de tissu sec".

Animal	Tissu	Teneurs en bore (p. p. m.)
Boeuf	Muscle	28
Veau	id.	25
Mouton	id.	39
Rate gravide	Ensemble des tissus maternels	11
id.	Fœtus	32

à considérer que certaines plantes (*Lemna*) présentent la propriété d'accumuler le bore, même à partir d'un milieu normal, et qu'elles supportent très bien dans leurs tissus des concentrations qui seraient toxiques pour la plupart des autres (Historique, I B 6 p. 9).

Par ailleurs, on n'a retrouvé que dans certaines séries (Vallée de la Bièvre, tableau 9) une teneur en bore plus grande chez les Papilionacées que chez les autres espèces de Dicotylédones ; dans d'autres séries, au contraire (St-Rémy-lès-Chevreuses, tableau 8), l'ordre se trouve inversé. Aussi les relations signalées par Gabriel Bertrand, entre la teneur en bore et la classification à l'intérieur des grands groupes (Monocotylédones et Dicotylédones), semblent-elles moins systématiques qu'elles n'étaient apparues à cet auteur.

En ce qui concerne la répartition entre organes, il est fréquent de trouver les teneurs les plus élevées dans les zones jeunes, en croissance (apex d'*Sellanthus*, plantules bourgeonnées de *Eryophyllum*), et les plus faibles dans les racines (*Raphanus*) ; mais il y a, là aussi, quelques exceptions ; de plus, les fleurs de la plupart des sujets analysés ainsi que les tumeurs

de crown gall des *Helianthus* se révèlent moins riches que le reste de la plante. Il y a donc une certaine contradiction avec les résultats précédemment obtenus par G. Bertrand et ses collaborateurs ; peut-être peut-elle s'expliquer en admettant que la plupart de mes prélèvements ont été fortuitement effectués sur des milieux à léger excès en bore : le fait que, pour les mêmes espèces, mes résultats soient en moyenne plus élevés que ceux de G. Bertrand donne quelque poids à cette hypothèse.

Enfin, la résistance des plantes à une pulvérisation par des doses excessives d'auxines étant fortement diminuée par un apport de bore à la solution pulvérisée, on pouvait se demander si certaines plantes particulièrement résistantes à ces traitements (*Viola tricolor*, *Galium aparine*) ou, au contraire, particulièrement sensibles (*Sinapis arvensis*), n'étaient pas caractérisées par une teneur en bore anormalement faible ou forte dans leurs tissus : les déterminations effectuées ici sur ces trois espèces montrent qu'il n'en est rien.

2/ Répartition du bore chez les Cryptogames.

Il n'y a pas de relation entre la teneur en bore des tissus et la classification chez les Cryptogames : en particulier, sur un milieu donné, elles sont tantôt plus riches et tantôt moins riches que les plantes à fleurs voisines ; les Mousses et les Hépatiques ne sont pas systématiquement plus pauvres que les Cryptogames vasculaires ; et, parmi les Algues, il est fréquent que des formes très différenciées présentent des teneurs bien inférieures à celles de genres plus primitifs (comparer *Pelvetia* et *Enteromorpha* par exemple). Il ne semble pas y avoir non plus de relation bien nette entre l'état de développement d'un tissu et sa teneur en bore : les organes de reproduction et les tissus jeunes en croissance sont en effet parfois plus riches (corbeilles à propagules de *Marchantia*, parties jeunes de la lame et des crampons de *Laminaria ochroleuca*), mais souvent plus pauvres (*Bifurcaria rotunda*, *Laminaria digitata*, fructifications de *Marchantia*) que les tissus adultes ou âgés. Et, finalement, la teneur en bore des tissus de Cryptogames paraît dépendre surtout de la concentration de cet élément dans le milieu.

Une constatation intéressante peut cependant être faite sur *Barbula muralis* où gamétophyte et sporophyte sont placés sur le même pied, donc dans des conditions de milieu absolument identiques : l'expérience donnant pour les deux types de tissus des teneurs en bore très voisines, il ne semble pas que l'état haploïde ou diploïde d'une même espèce s'accompagne d'une différence dans la teneur en bore des cellules.

3/ Répartition du bore chez les animaux.

Les essais effectués ici chez les animaux n'ont pas été très nombreux : ils montrent cependant que les teneurs sont faibles, comme l'avaient déjà constaté G. Bertrand et ses collaborateurs. L'essai réalisé sur la rate montre, de plus, que les tissus jeunes (fœtus) sont sensiblement plus riches que les tissus adultes (maternels) : c'est donc, puisque les teneurs moyennes sont faibles (pas d'excès de bore), un comportement voisin de celui des végétaux supérieurs (historique, I B 2, I B 3 pp.6 et 7).

II - LOCALISATION ET MOUVEMENTS DU BORE DANS LES TISSUS

On a cherché ici à suivre l'évolution des teneurs en bore tout le long des organes d'individus déterminés, et, éventuellement, à mesurer les migrations de bore qui se produisent entre ces organes au cours du temps : sauf exception signalée dans le texte, toutes les déterminations ont été effectuées par bombardement de neutrons.

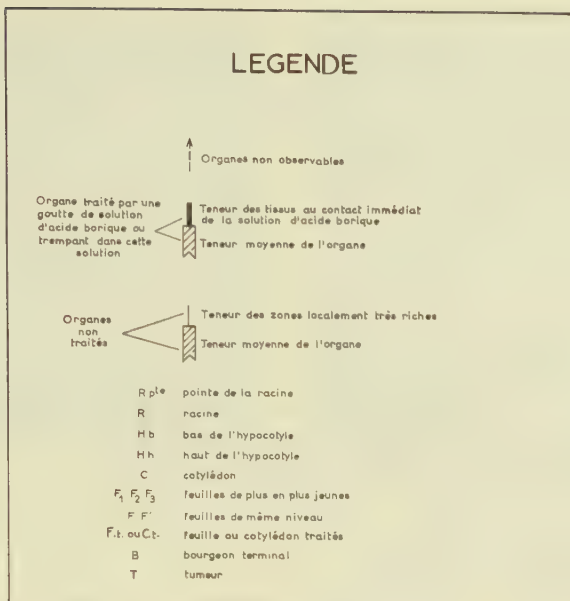


Figure 22 - Signification des symboles et abréviations utilisés.

La figure 22 précisera la signification de quelques symboles et abréviations utilisés par la suite. Enfin, sur les schémas, des numéros (caractéristiques chacun d'une plante déterminée) permettent, lorsqu'il y a des risques de confusion, de reconnaître à quelles plantes appartiennent les différents organes étudiés.

A - LOCALISATION DU BORE DANS LES TISSUS -

Nous nous intéresserons ici à la répartition du bore envisagée sous son aspect "statique", c'est-à-dire telle qu'elle existe dans les tissus des végétaux qui sont depuis longtemps en équilibre avec leurs milieux nutritifs. Nous nous contenterons en général d'une localisation valable au niveau des tissus, mais nous réserverons un paragraphe aux résultats des premiers essais de microlocalisation du bore dans les cellules.

1/ Répartition du bore dans les feuilles.

Les déterminations ont été faites sur des feuilles d'*Helianthus annuus* cultivés sur des milieux nutritifs à teneur en bore normale ($4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de ^{10}B) ou excessive ($5 \cdot 10^{-6}$ g/ml de ^{10}B) ; quelques exemples de résultats de mesures effectuées en différents points de la surface de feuilles jeunes et adultes sont indiqués sur la figure 23.

Dans l'ensemble, les plantes cultivées sur un milieu à $4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de ^{10}B (milieu normal) présentent des teneurs en bore voisines dans leurs feuilles jeunes et dans leurs feuilles adultes (un peu moins de $2 \cdot 10^{-4}$ g/cm³ en moyenne) ; mais il en va tout autrement chez les plantes cultivées sur un milieu à teneur en bore excessive ($5 \cdot 10^{-6}$ g/ml) où les feuilles adultes s'enrichissent de façon considérable (teneurs au moins dix fois plus grande que celles des feuilles comparables des plantes précédentes) alors que les feuilles jeunes ne sont, elles, qu'environ deux fois plus riches.

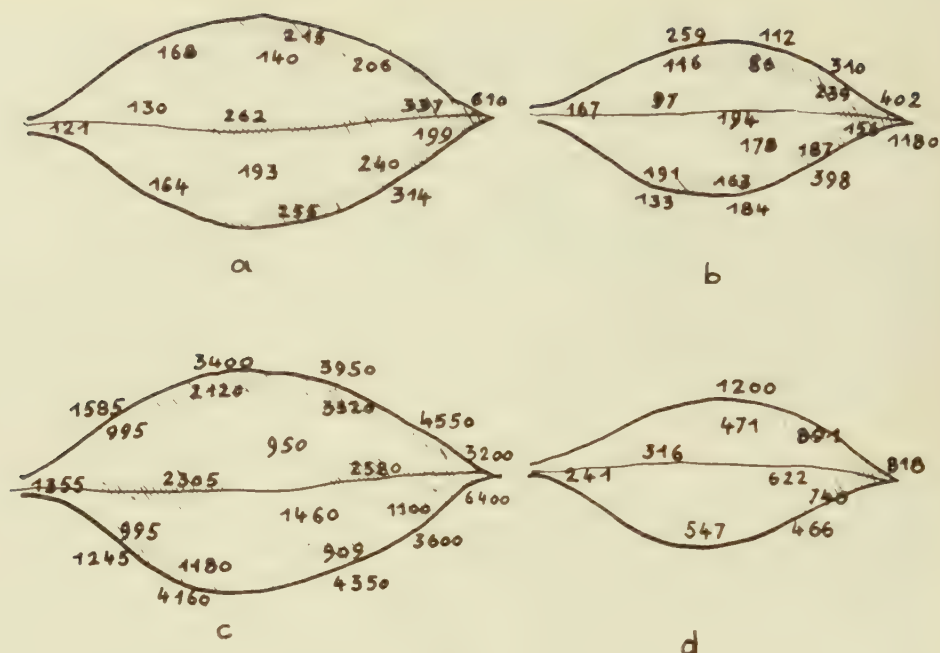


Figure 23 - Teneurs en bore en différents points de feuilles d'*Helianthus annuus*.
 - Les teneurs sont exprimées en γ (10^{-6} g) de bore par cm^3 de tissu incinéré.
 - Les cendres étant grises, 1 cm^3 de cendres correspond environ à 2,5 g de tissu sec.
 - Ces quatre feuilles ont les caractéristiques suivantes :
 a) feuille adulte, milieu de culture 4.10^{-7} g/ml de ^{10}B
 b) feuille jeune, milieu de culture 4.10^{-7} g/ml de ^{10}B
 c) feuille adulte, milieu de culture 5.10^{-6} g/ml de ^{10}B
 d) feuille jeune, milieu de culture 5.10^{-6} g/ml de ^{10}B
 - Les feuilles ont été prélevées sur des plantules âgées de 15 jours.
 - En grisé : zones les plus riches en bore.

Par ailleurs, l'aspect qualitatif de la distribution est toujours à peu près le même quel que soit le type de feuille considérée (a, b, c, d de la figure 23) : les teneurs les plus élevées sont retrouvées à la pointe des feuilles, et, surtout chez les plantes cultivées sur milieu à teneur en bore excessive, sur le bord du limbe dans une mince bande de tissu (1 à quelques mm d'épaisseur) qui va de la pointe aux deux tiers de la feuille environ (en grisé sur la figure 23) ; dans quelques cas aussi on a pu remarquer que les nervures étaient plus riches que les tissus voisins. Mais, ces régions mises à part, les teneurs sont sensiblement constantes sur tout le reste de la surface du limbe ; toutefois, alors que la distribution est bien homogène chez les feuilles de plantes cultivées sur milieu normal, elle apparaît au contraire très hétérogène, dans le détail, chez les feuilles adultes des plantes alimentées par un excès de bore (cf. fig. 24) : il semble dans ce cas que certaines cellules ou certains groupes de cellules aient été complètement envahis par l'excès de bore, alors que d'autres ont pu résister à sa pénétration.

Ces observations ont été complétées par la mise en évidence de quelques points aberrants, extrêmement riches en bore, que l'on rencontre surtout sur les feuilles adultes de plantes cultivées sur des milieux à teneur en bore excessive, mais parfois aussi sur les feuilles jeunes de ces dernières et sur les feuilles adultes des plantes cultivées sur milieu normal (fig. 26).

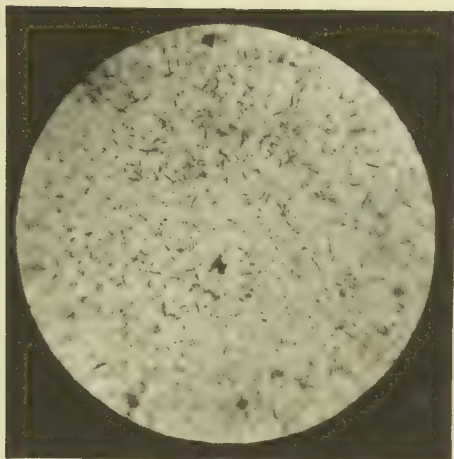


Figure 24 - Distribution du bore dans les feuilles de plantes cultivées sur un milieu trop riche ($5 \cdot 10^{-6}$) (grandissement : 360).
On remarquera l'hétérogénéité de la distribution.

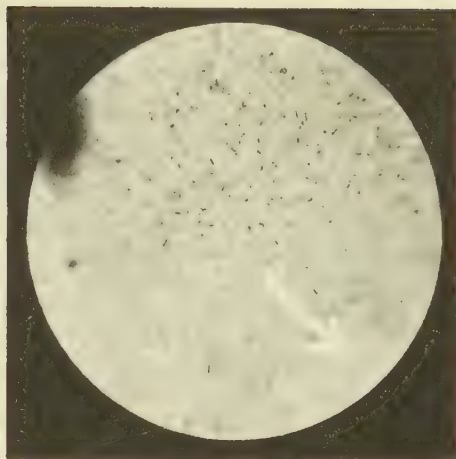


Figure 25 - Aspect d'un point particulièrement riche, sur le bord d'une feuille (grandissement : 360).
La flèche est dirigée vers l'intérieur de la feuille.

Ces points sont toujours de faible surface (mesurée au microscope, elle excède rarement $0,5 \text{ mm}^2$), et ils présentent l'aspect indiqué sur la figure 25 ; ils sont placés au bord de la feuille, généralement au voisinage de la pointe, et correspondent en position aux pores de sudation. Or, il est facile de constater que les feuilles peuvent rejeter une partie du bore qu'elles contiennent : en lavant à l'eau désionisée des feuilles de *Raphanus sativus* très enrichies en bore et en dosant, par la méthode de Leblond, le bore retrouvé dans les eaux de lavage, on a pu lessiver ainsi plus de 15γ de bore par feuille (Thellier, 1959-a) ; et l'on peut vérifier qu'une partie au moins du bore ainsi exsorbé passe par les stomates aquifères, surtout s'il s'agit de plantes très enrichies : en analysant, par la méthode de Martin cette fois, les teneurs des liquides exsudés par des feuilles de *Raphanus sativus* on a trouvé en effet,

- $64 \cdot 10^{-6} \text{ g}$ de bore par ml d'exsudat pour des plantes cultivées sur milieu à $2 \cdot 10^{-5} \text{ g}$ de bore par ml,

- ϵ pour des plantes cultivées sur milieu à $2 \cdot 10^{-7}$.

Il semble donc que le bore soit, surtout lorsqu'il est absorbé en excès, en partie rejeté à l'extérieur par voie de sudation. Certaines des gouttes ainsi exsudées se dessèchent sur place, le bore qu'elles contiennent serait partiellement réabsorbé par les cellules au contact, et, très peu mobile dans ces conditions, comme nous le verrons plus loin en étudiant la nutrition foliaire, il donnerait peu à peu naissance à ces points anormalement riches.

Ces résultats complètent ceux de Kohl et Oertli (1961) qui considèrent la guttation foliaire comme un mécanisme de défense contre la toxicité d'un excès de bore.

2/ Répartition du bore entre les divers organes.

Nous indiquerons les teneurs moyennes des organes des plantes étudiées, ainsi que les teneurs individuelles des points exceptionnellement riches ;

sur les graphiques, ces résultats seront représentés selon une échelle logarithmique, par des bandes hachurées dans le premier cas (teneurs moyennes) et par des droites dans le second cas (valeurs individuelles) (voir fig. 22).

a) Etude d'*Helianthus annuus*.

L'expérience a été conduite sur des plantules d'*Helianthus annuus* cultivées sur milieu normal ($4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore) ou trop riche ($5 \cdot 10^{-6}$) ; et différents organes ont été prélevés après quinze jours puis trois semaines de culture pour faire l'analyse de leur teneur en bore par la méthode d'activation aux neutrons. Les résultats sont rassemblés dans les figures 26 et 27 : on y compare les teneurs des tissus selon celles du milieu (fig. 26) chez des plantules jeunes et l'on y étudie la distribution du bore entre organes chez des plantules un peu plus âgées (fig. 27).

Ces cultures constituent les témoins d'un certain nombre d'expériences décrites ultérieurement (voir § II C, p. 66) mais réalisées à partir du même lot de germinations, au même moment et dans les mêmes conditions générales de culture.

Nous retrouvons ici quelques résultats déjà indiqués au paragraphe précédent (II A 1 p. 57) : meilleure résistance à un excès de bore de la part des tissus jeunes que de celle des tissus adultes, et existence de points particulièrement riches sur les feuilles, au niveau des stomates aquifères. Nous constatons d'autre part que ces points particuliers sont, en général, d'autant plus riches, pour une concentration de bore donnée dans le milieu nutritif, que la feuille considérée est plus âgée : ceci coïncide bien avec l'hypothèse, formulée ci-dessus, d'une accumulation progressive par réabsorption du bore exsudé.

Pour les plantes cultivées sur un milieu à $4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore, les teneurs en bore des feuilles de différents niveaux sont toujours à peu près les mêmes, quel que soit l'âge physiologique des plantules étudiées (ici deux ou quatre paires de feuilles développées), avec cependant une teneur un peu moins grande chez les feuilles jeunes que chez les feuilles adultes. En ce qui concerne les plantules cultivées sur un milieu trop riche en bore ($5 \cdot 10^{-6}$) les teneurs des feuilles jeunes présentent une assez grande variabilité d'un échantillon à l'autre ; mais ceci s'explique facilement en considérant que, vu la rapidité de la croissance des plantules (développement de deux paires de feuilles en une semaine), les "feuilles jeunes" des différentes plantes n'ont, en fait, jamais rigoureusement le même âge physiologique.

b) Etude de *Raphanus sativus*.

Les essais ont été réalisés avec des plantules cultivées sur une gamme de milieux plus ou moins riches en bore (de $2 \cdot 10^{-9}$ à $2 \cdot 10^{-5}$ g/ml). Les résultats sont indiqués sur la figure 28. On retrouvera quelques constatations classiques : en particulier, les racines sont toujours plus pauvres que les parties aériennes, mais on remarque que, parmi ces dernières, les bourgeons et les feuilles jeunes ne sont les organes les plus riches que sur un milieu relativement peu concentré en bore ($2 \cdot 10^{-8}$ au maximum). A partir de $2 \cdot 10^{-7}$ les cotylédons sont déjà un peu plus riches que les feuilles et les bourgeons et leur teneur, ainsi que celle des feuilles les plus âgées, croît ensuite très rapidement jusqu'à atteindre 10^{-2} g de bore par cm^3 de cendres sur un milieu de $2 \cdot 10^{-5}$ g/ml, alors que, dans les mêmes conditions, les bourgeons et les feuilles jeunes n'atteignent que 2 à $3 \cdot 10^{-4}$ g/ cm^3 et les hypocotyles 4 à $8 \cdot 10^{-4}$.

On retrouve dans les feuilles et les cotylédons de *Raphanus sativus* des points d'accumulation de bore, et, comme chez *Helianthus annuus*, ils sont localisés au bord de la feuille, et toujours de faible surface (0,5 à 1 mm^2).

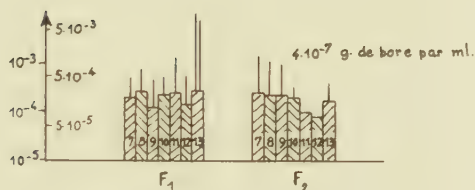
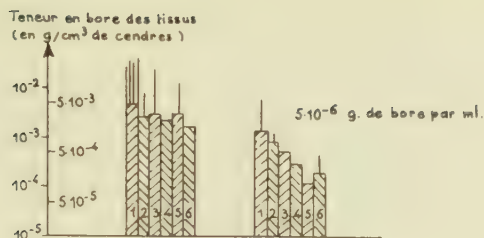


Figure 26 - Teneur en bore des feuilles jeunes et adultes d'*Helianthus annuus* en fonction de la teneur en bore du milieu.

Les plantules sont âgées de 15 jours et possèdent deux paires de feuilles développées. Six d'entre elles (numérotées 1 à 6) ont été cultivées sur milieu à 5.10⁻⁶ g/ml de bore, et sept (7 à 13) sur milieu à 4.10⁻⁷ g/ml.

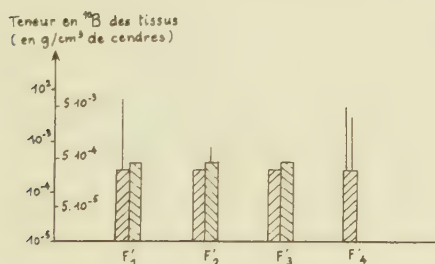


Figure 27 - Teneur en bore de divers organes d'*Helianthus annuus* cultivés sur un milieu normal (4.10⁻⁷ g/ml de bore).

Les plantules, âgées de trois semaines, ont été repiquées en même temps que celles de la figure 26 et elles possèdent, au moment de l'expérience, quatre paires de feuilles développées.

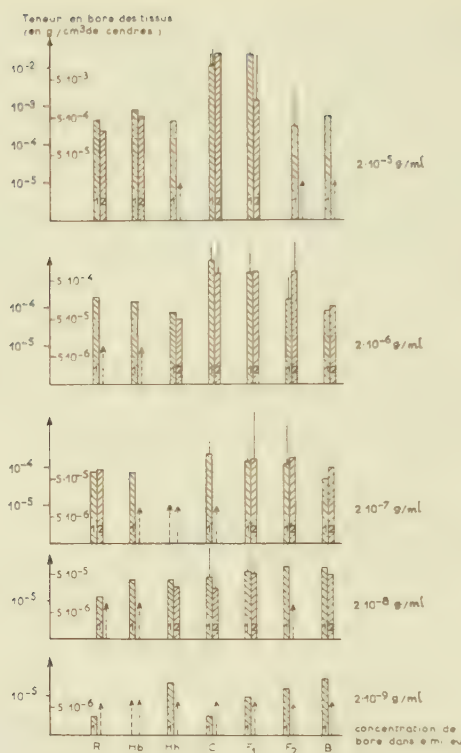


Figure 28 - Teneur en bore des différents organes de *Raphanus sativus* en fonction de la concentration de cet élément dans le milieu nutritif. Les plantules étaient âgées de quinze jours et possédaient deux paires de feuilles développées au moment de l'expérience.

Ils n'apparaissent que sur des plantes non carencées, et présentent une teneur en bore d'autant plus grande que la concentration de cet élément dans le milieu est plus élevée (de $2,5 \cdot 10^{-9}$ g/cm³ au maximum sur milieu à $2 \cdot 10^{-5}$ g/ml jusqu'à près de $3 \cdot 10^{-2}$ sur milieu $2 \cdot 10^{-5}$). On en rencontre parfois sur les feuilles jeunes, mais ils sont alors généralement moins riches que ceux qui apparaissent sur les feuilles adultes ou les cotylédons de la même plante.

B - MICROLOCALISATION DU BORE DANS LA PLANTE -

Nous nous intéresserons ici à la microlocalisation du bore à l'intérieur même de la cellule, et à la recherche de composés organiques naturels contenant du bore.

1/ Microlocalisation du bore au niveau cellulaire.

Nous avons signalé plus haut (cf. Techniques, III B 3 pp. 45 et suivantes) les difficultés pratiques que présente la réalisation de ces expériences. Quelques résultats cependant ont été acquis, soit en utilisant la technique d'incinération des échantillons et microlocalisation par les effets pseudophotographiques, soit en employant une émulsion coulée ou pelliculable déposée au-dessus de l'échantillon (non incinéré) à étudier.

a) Echantillons incinérés, utilisation des effets pseudophotographiques.

Quelques observations ont pu être faites, dans les cas les plus favorables, qui montrent que le bore semble être, en général, distribué assez uniformément entre les différents constituants de la cellule (membrane et protoplasme) : c'est ce que l'on peut voir, par exemple, sur les figures 19 a et b. Toutefois, en observant les tissus de plantes alimentées par voie foliaire on a pu constater une accumulation de bore au niveau des membranes, dans la zone traitée et dans son voisinage (fig. 29) ; reconnaissons cependant que cette microlocalisation n'est pas parfaitement sûre : en particulier, il est bien difficile de voir sur ces tissus incinérés si l'accumulation de bore signalée ci-dessus se fait vraiment dans la membrane ou seulement au voisinage de celle-ci, dans la couche de cytoplasme qui la borde par exemple.

b) Echantillons non incinérés, émulsions coulées ou pelliculables.

Les expériences ont été effectuées en commun avec W.J. Mac Ilrath au cours d'un stage qu'il a effectué au Laboratoire de Physiologie Végétale à Paris. La microlocalisation était, évidemment, d'autant plus aisée que le tissu étudié comportait peu de couches cellulaires en épaisseur, et que les membranes de ces cellules étaient minces ; aussi avons-nous choisi comme matériel, des algues monocellulaires et des feuilles d'*Helodea crispa*, toutes ces plantes étant cultivées sur une gamme de milieux artificiels à concentrations en bore croissantes (10^{-8} à 10^{-5} g de bore 10 par ml de milieu).

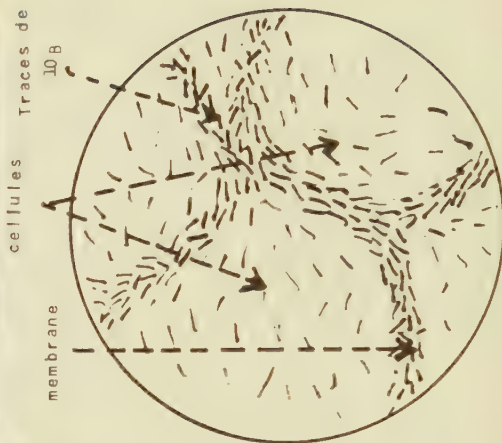
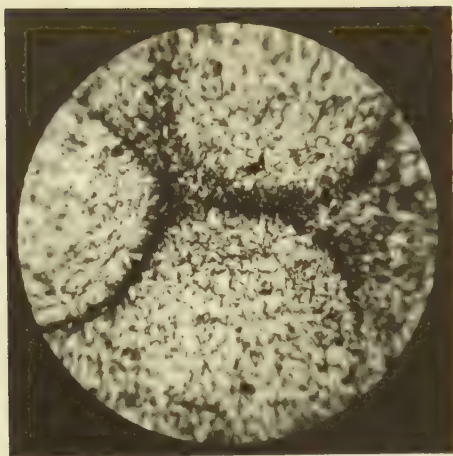
Les résultats obtenus (cf. fig. 30) n'ont pas été très nets ; en effet, pour les raisons théoriques exposées dans le chapitre réservé aux techniques (paragraphe III B 3 b et III B 4 b pp.45 et 48), les nombres de traces qui sont apparues au flux utilisé ($2,7 \cdot 10^{10}$ neutrons/cm²) ont été très faibles. Une tentative d'évaluation des teneurs en bore des différentes parties de la cellule n'a pu être faite que sur les Elodées cultivées sur un milieu très riche en bore (10^{-5} g/ml) ; et encore faut-il remarquer que la nécessité d'abandonner, lors des dénombrements, un certain nombre de traces dont l'origine (membrane, cytoplasme, plastes) était douteuse, oblige à exprimer les teneurs en unités arbitraires ; les valeurs obtenues à l'aide des formules 33 à 42 (cf. Techniques) sont les suivantes :

- Membranes : 125 ± 105 unités arbitraires
- Cytoplasme : 20 ± 20 " "
- Plastes : 75 ± 75 " "

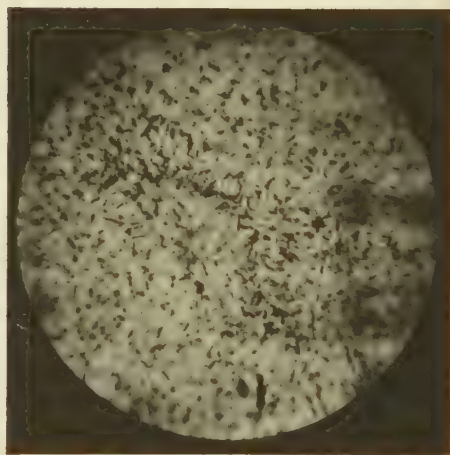
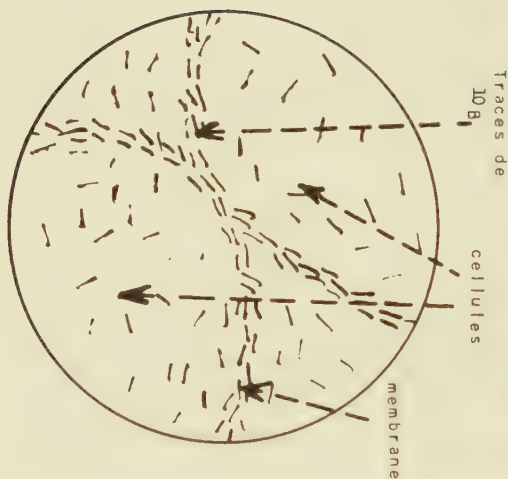
Il semble, malgré l'imprécision de ces valeurs, que, lors d'une alimentation par un gros excès de bore, ce soit surtout la membrane, et ensuite les plastes, qui s'enrichissent en bore. Des résultats plus précis ne pourront être obtenus que lorsqu'il sera possible d'utiliser des flux de neutrons beaucoup plus élevés ; ceci sera peut-être bientôt réalisable avec les nouvelles émulsions KO d'Ilford.

2/ Recherches de composés organiques naturels contenant du bore.

L'expérience de Skok et Mac Ilrath (1958) (cf. Historique, I B 2 c p.7) a été reprise et complétée de la façon suivante : des plantules de Soleil ont été cultivées sur un milieu complet à teneur en bore (^{10}B) de $2 \cdot 10^{-7}$ g/ml. Après un mois de culture, les bourgeons terminaux ont été prélevés et broyés très finement dans une solution tampon-phosphate à pH 7 ; après centrifugation à 22 500 g, dialyse 11 fois contre un litre, lyophilisation et redissolution dans un tampon-phosphate à pH 7,2, les composés ainsi obtenus ont été précipités par fractions de 100 à 200 mg de poids sec chacune, en ajou-



a



b

Figure 29 - Localisation du bore dans des cellules foliaires de *Raphanus sativus* alimentés en acide borique par pulvérisation foliaire. (grandissement 360).

- en a, observation effectuée en un point du tissu qui a été en contact avec une goutte de la solution d'acide borique déposée sur la feuille.

- en b, observation effectuée à 1 mm environ de la goutte.

- Observations réalisées en collaboration avec Mlle Thelliez.

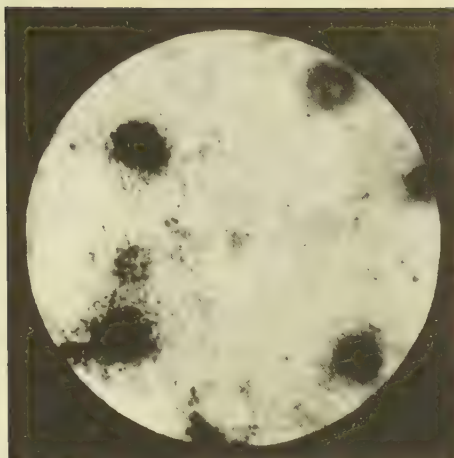


Figure 30 - Microlocalisation du bore sur des tissus vivants. (grandissement 360).
 - Il s'agit d'algues monocellulaires, incluses vivantes dans l'émulsion et provenant d'un milieu à 10^{-5} g/ml de ^{10}B .
 - On reconnaît quelques traces, plus nombreuses au voisinage des algues que dans le reste du champ ; mais ces traces sont très pâles en raison d'une désensibilisation de l'émulsion par les échantillons vivants eux-mêmes.

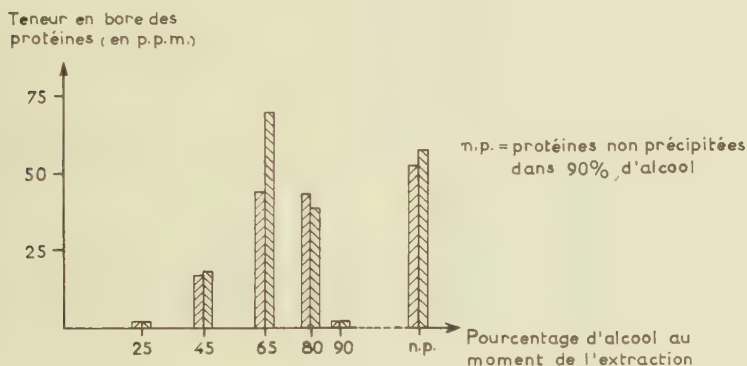


Figure 31 - Teneur en bore des protéines.
 - Deux déterminations ont été effectuées pour chaque groupe de protéines.

tant des doses croissantes d'alcool. Toutes ces opérations ont été effectuées à 0° , et, dans ces conditions, on extrait essentiellement des protéines (Skok et Mac Ilrath, 1957) avec peut-être, cependant, quelques impuretés telles que des substances pectiques.

Les précipités successifs ont été incinérés à 450° environ et repris dans de l'eau désionisée. J'ai mesuré par bombardement de neutrons la teneur en bore 10 des solutions obtenues. Utilisée de cette façon, la méthode permet d'obtenir, directement en p.p.m. de poids sec, la teneur en bore des protéines. Les résultats sont indiqués sur la figure 31.

Trois groupes de protéines seulement (ceux qui correspondent aux doses d'alcool 45 à 65 %, 65 à 80 % et supérieures à 90 %) présentent des quantités notables de bore, les autres n'en contenant que peu (25 à 45 %) ou même pratiquement pas (25 % et 80 à 90 %). Il semble donc que le bore ainsi trouvé, ne soit pas un élément passif (simplement adsorbé, par exemple, sur toutes les molécules protéiques au moment de l'extraction), et cet élément apparaît ainsi plutôt comme l'un des constituants de certaines protéines bien particulières. Des essais de purification et de séparation de ces protéines par électrophorèse sont actuellement en cours.

C - MOUVEMENTS DE BORE DANS LES PLANTES -

Nous passons ici à l'étude de l'aspect "dynamique" de la distribution du bore chez les végétaux : modifications de teneurs à la suite de divers traitements, étude de migrations de bore dans la plante et d'échanges entre organes.

Parmi les expériences décrites ci-dessous et au paragraphe II A 2 a de ce chapitre (p. 60), toutes celles qui ont été réalisées sur *Helianthus annuus* ont été faites en même temps, dans les mêmes conditions générales de culture, et à partir du même lot de germinations (cf. §§ II A 2 a, p. 60, II C 1 p. 66 et II C 3 a p. 73) ; elles sont donc immédiatement comparables entre elles bien que, pour la clarté de l'exposition, elles soient décrites à des paragraphes différents ; rappelons en particulier que les résultats des figures 26 et 27 p. 61, qui n'ont pas été répétés sur tous les schémas pour ne pas surcharger inutilement les figures, peuvent être considérés comme les témoins de tous les autres essais.

Notons encore que toutes ces expériences, effectuées sur *Helianthus annuus* se sont déroulées de la même façon : après quinze jours de culture sur un premier milieu, temps suffisant pour que l'équilibre plante-milieu soit réalisé, les plantules possédaient deux paires de feuilles ; on prélevait alors une feuille de chaque paire (une adulte, F_1 , et une jeune F_2), et l'on transportait les plantules sur un deuxième milieu ; sept jours plus tard, les feuilles F_1' et F_2' symétriques des précédentes étaient prélevées à leur tour pour une nouvelle analyse ainsi qu'une feuille jeune F_3' apparue depuis le transfert sur le second milieu.

1/ Modifications de la nutrition réalisées par voie radicale.

Nous étudierons successivement les modifications de teneur qui se produisent dans les tissus des plantes brusquement transportées sur un milieu à concentration en bore excessive, ou, au contraire, insuffisante.

a) Passage aux conditions d'excès.

Un premier essai, décrit par la figure 32, a été réalisé sur *Helianthus annuus* : les feuilles F_1 et F_2 ont été prélevées après quinze jours de culture sur un milieu à 4.10^{-7} g/ml de ^{10}B ; puis, après passage sur milieu à 5.10^{-6} g/ml de ^{10}B et sept jours de culture dans ces conditions, les feuilles F_1' , F_2' et F_3' ont été prélevées à leur tour sur les mêmes plantules.

Le passage sur milieu à concentration de bore excessive se traduit par une nette augmentation de la teneur en bore des tissus, et surtout de celle des points d'accumulation (pores de sudation) pour les feuilles F_1' et F_2' déjà formées au moment du passage sur le milieu à 5.10^{-6} g/ml de bore : il suffit pour cela de comparer la figure 32 aux figures 26 et 27 page 61 qui montrent que, sur milieu normal (à 4.10^{-7} g/ml) la teneur en bore des feuilles dépend relativement peu de leur âge. Toutefois l'enrichissement constaté ne paraît pas, au moins en ce qui concerne les feuilles les plus âgées, se faire

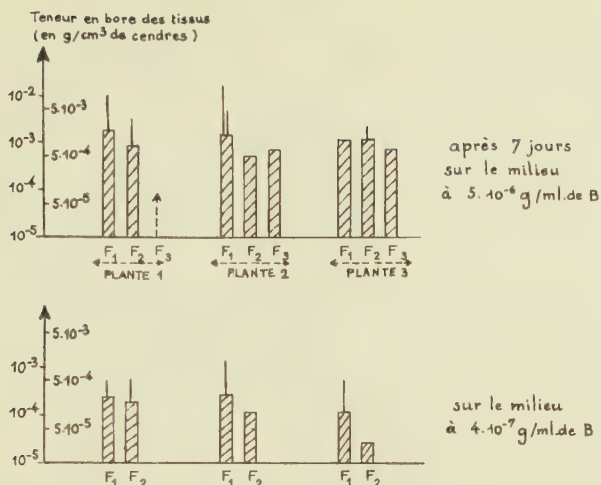


Figure 32 - Réponse d'*Helianthus annuus* à l'excès en bore.

- En bas, feuilles adultes et jeunes prélevées sur trois plantules après deux semaines de culture sur milieu 4.10^{-7} g/ml.

- En haut, feuilles symétriques des précédentes et une nouvelle 7 jours après le passage sur un milieu à 5.10^{-6} g/ml.

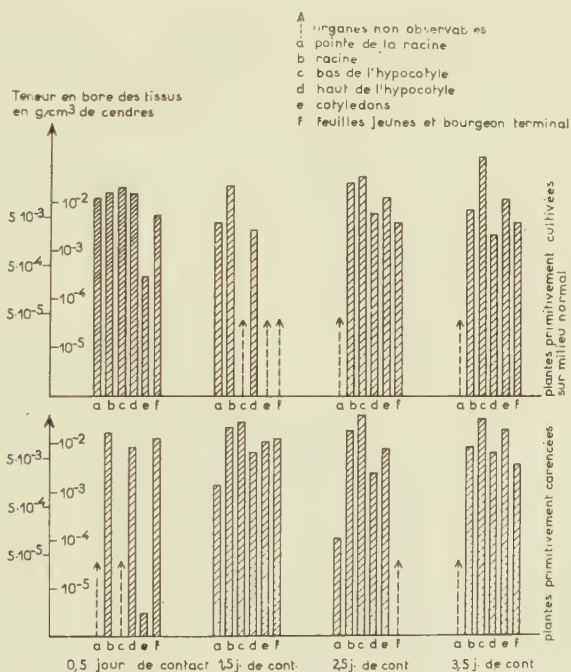


Figure 33 - Réponse de *Raphanus sativus* à l'excès en bore.

- Teneur en bore des différents organes de plantules transportées sur un milieu à gros excès en bore (3.10^{-3}) depuis 0,5, 1,5, 2,5 ou 3,5 jours.

- Ces plantules avaient été cultivées primitivement sur milieu carencé (en bas) ou normal (en haut).

très rapidement, car sept jours après le début des conditions d'excès, la teneur en bore des feuilles F_1' (ainsi d'ailleurs que celle de leurs points d'accumulation) est encore inférieure à celle des feuilles adultes de plantules cultivées, depuis le repiquage, sur un milieu à 5.10^{-6} g/ml (feuilles F_1 des plantules 1 à 6 de la figure 26) ; par contre, les feuilles F_3' , formées pendant les sept jours de conditions d'excès, ont des teneurs voisines de celles des feuilles jeunes de plantes cultivées sur excès depuis le repiquage (F_2 des plantes 1 à 6 sur la figure 26), mais on remarque que, contrairement à ces dernières, elles ne présentent pas encore de points d'accumulation.

Un nouvel essai fut alors entrepris sur *Raphanus sativus*, pour voir si les différentes espèces réagissaient à l'excès de façon analogue, et surtout pour étudier à quelle vitesse se faisait l'invasion des tissus par le bore. Pour cela, deux lots de plantules, cultivés antérieurement le premier en carence et le second sur milieu normal, furent transportés sur une solution nutritive particulièrement riche en bore (3.10^{-4} g/ml), et les analyses furent effectuées après 0,5, 1,5, 2,5 et 3,5 jours de contact avec cette solution. La figure 33 indique les résultats obtenus. On retrouve toujours plus de bore dans le bas de l'hypocotyle que dans sa partie supérieure (c'est assez normal car la partie inférieure de cet organe trempait dans le milieu nutritif à 3.10^{-4} g/ml), mais on note surtout que la racine, et plus particulièrement la pointe de la racine (dans la mesure où elle a pu être localisée avec précision), s'enrichit nettement moins que l'hypocotyle, bien qu'elle ait été complètement immergée dans la solution en excès. En ce qui concerne les parties aériennes, les feuilles jeunes et le bourgeon terminal s'enrichissent finalement moins que les cotylédons, mais on remarque que, pour les premiers, l'invasion du bore est très rapide (il n'y a plus de modifications appréciables après une demi-journée de contact), alors que les cotylédons ne s'enrichissent que très lentement et mettent plusieurs jours à atteindre leur teneur définitive : du point de vue de l'enrichissement en bore lors d'une alimentation excessive, les cotylédons de *Raphanus sativus* ont donc un comportement analogue à celui des feuilles âgées d'*Helianthus annuus* étudiées ci-dessus.

Notons enfin que l'invasion des plantules par le bore semble se faire de façon très analogue quelles qu'aient été les conditions de nutrition antérieures (carence ou milieu normal).

b) Passage aux conditions de carence.

Les essais ont été effectués sur des plantules d'*Helianthus annuus* cultivées primitivement sur milieu normal (4.10^{-7} g/ml de bore) ou en excès (5.10^{-6}) puis transportées pendant sept jours sur un milieu carencé. La figure 34 donne les teneurs en bore des feuilles avant et après la carence.

Pour les plantes cultivées primitivement sur milieu normal, les feuilles qui se développent pendant la carence (F_3' des plantes 1, 2 et 3) sont très pauvres en bore, et celles qui existaient auparavant s'appauvrissent légèrement (F_2 et F_2' des plantes 1, 2 et 3). Quant aux plantes cultivées antérieurement sur excès, on note que si les feuilles déjà âgées au début de la carence s'appauvrissent légèrement (F_1' et F_1 des plantes 4 et 5), les feuilles jeunes au début de la carence, et qui deviennent adultes pendant cette période, continuent au contraire à s'enrichir (F_2 et F_2' des plantes 4 et 5) ; enfin, les feuilles qui apparaissent, après l'excès, pendant la carence (F_3' des plantes 4 et 5) restent pauvres, mais elles sont cependant nettement plus riches que leurs homologues provenant de plantes cultivées précédemment sur milieu normal (F_3' des plantes 1, 2 et 3).

Tout ceci ne peut s'expliquer qu'en admettant l'existence d'échanges de bore entre organes ; nous reviendrons plus loin (II C 3 a de ce chapitre p. 73) sur ces échanges en essayant de nous assurer directement de leur réalité.

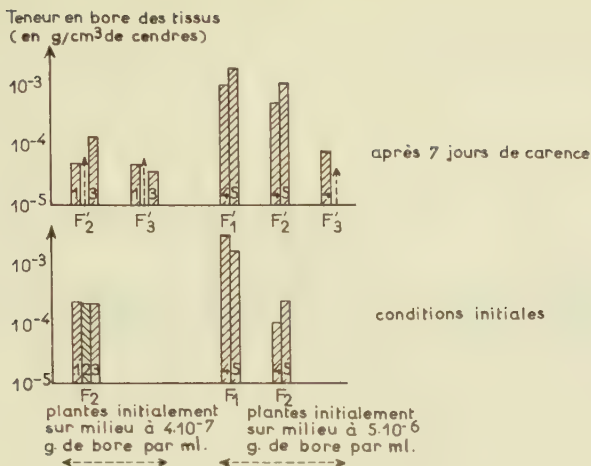


Figure 34 - Réponse d'*Helianthus annuus* à la carence en bore.

- Trois plantules numérotées de 1 à 3 ont été transportées d'un milieu normal (bas gauche) à un milieu carencé (haut gauche), et deux autres numérotées 4 et 5, d'un milieu en excès (bas droite) au milieu carencé (haut droite).
- Les feuilles F'_3 sont apparues pendant la carence.

2/ Modifications de la nutrition en bore réalisée par une autre voie que la racine.

Un certain nombre de résultats (Thellier, 1959 a et c, et 1961) ont été acquis par nutrition foliaire réalisée sous la forme de dépôts de gouttes calibrées sur les feuilles ; après avoir très brièvement rappelé mes résultats antérieurs et indiqué quelques faits nouveaux obtenus dans cette voie, je passerai à l'étude de l'alimentation non radicale effectuée par d'autres techniques, moins critiquables à certains points de vue que la "méthode des gouttes".

a) Résumé des recherches antérieures (dépôt de gouttes).

Le bore, déposé sous la forme de gouttes de solutions d'acide borique sur des feuilles de *Raphanus sativus*, se fixe rapidement à leur surface ($0,3 \cdot 10^{-6}$ g/heure environ, en moyenne), l'absorption continue après dessiccation de la goutte, et les différents facteurs du milieu (température, éclaircissement, état hygrométrique de l'air) ne semblent pas avoir une grosse influence sur ce phénomène. Les feuilles jeunes fixent le bore un peu plus rapidement que les feuilles adultes ou âgées. La plus grande partie du bore ainsi absorbé est retenue au niveau des cellules qui sont en contact immédiat avec la goutte de solution d'acide borique, et seule une petite fraction passe dans le reste de la plante et peut être retrouvée dans les différents organes.

b) Recherches récentes effectuées à l'aide de dépôts de gouttes.

J'ai vérifié tout d'abord que les plantules de *Radis* carencées (donc cultivées sur un milieu où les seules traces de bore de contamination, qui peuvent exister, sont formées de bore naturel) avaient dans leurs tissus une teneur en bore 10 inappréciable par la méthode du bombardement de neutrons. Et les essais ont été réalisés, sur des radis carencés en bore depuis 10 jours, et réalimentés, après ablation du système racinaire (nécrosé par la carence, cf. Historique), par une goutte de solution d'acide borique con-

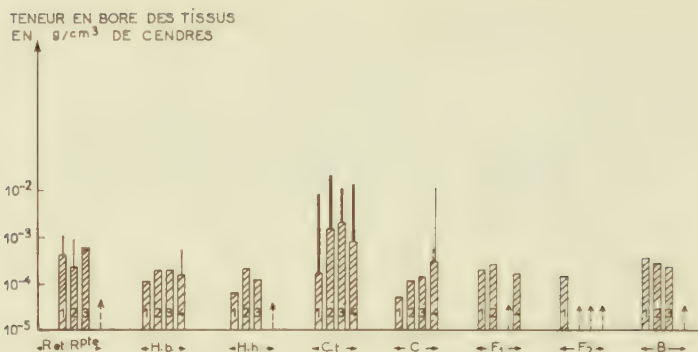


Figure 35 - Alimentation foliaire de plantules carencées de *Raphanus sativus* par des gouttes contenant 36 γ de bore 10.

- L'expérience a été conduite sur 4 plantules analogues (numérotées de 1 à 4) qui avaient reçu les gouttes de solution d'acide borique 6 jours avant l'analyse du bore par les neutrons.

- Dans les racines et l'hypocotyle, les zones d'accumulation correspondent aux pointes des racines et des primordia en cours de croissance.

- Les cotylédons non traités présentent parfois des zones d'accumulation analogues à celles qui ont déjà été observées dans les feuilles des plantes cultivées sur milieu normal ou en excès.

tenant 36 γ de bore 10 et déposée sur l'un des cotylédons de chacune des plantules ; les déterminations furent effectuées six jours après le dépôt des gouttes (fig. 35), or c'est le moment, nous le verrons plus loin, où la croissance commence à reprendre et où de nouvelles racines s'appêtent à sortir de l'hypocotyle (fig. 57). A l'analyse par les neutrons, les quantités de bore les plus importantes sont retrouvées dans le cotylédon traité et, évidemment, surtout dans la zone qui s'est trouvée en contact immédiat avec la goutte de solution d'acide borique. On remarque cependant que les régions en voie de croissance (bourgeon, racines nouvelles et surtout pointes des racines) s'enrichissent notablement. La base de l'hypocotyle, d'où partent les nouvelles racines, est généralement un peu plus riche que le haut de cet organe, et l'on note surtout la présence de points à teneur plus élevée qui semblent correspondre à des ébauches de racines non encore sorties de l'axe. Les résultats sont très variables en ce qui concerne les cotylédons et les feuilles plus âgées : ils restent parfois très pauvres, parfois au contraire ils s'enrichissent notablement (plus même que les organes en croissance) et l'on y retrouve des zones d'accumulation analogues à celles que nous avons observées dans les feuilles de plantules cultivées sur milieu riche en bore (cf. fig. 28) ; il semble donc que, dans certains cas, le bore absorbé par la feuille traitée, passe préférentiellement dans la feuille de même niveau ou immédiatement postérieure. C'est un phénomène dont j'ai signalé pour la première fois l'existence au dernier Congrès International de Botanique (Août 1959). Il ne s'est pas révélé ici de façon bien nette, sauf peut-être pour la plantule n° 4, mais nous le retrouverons au cours d'essais ultérieurs.

Dans l'expérience suivante (fig. 36), les plantules carencées ont été traitées sur un cotylédons par des doses variables de bore 10 (de 180 γ à 1,4 γ par plante). La teneur en bore du cotylédons traité est directement fonction de la dose déposée, et nous observons ici (notamment pour la plantule n° 1 du lot traité par 36 γ), un enrichissement plus grand dans le cotylédons non traité ou la feuille immédiatement suivante (F_1) que dans les parties les plus jeunes. Les traitements par 180 γ et 36 γ ramènent les teneurs en bore des feuilles à des valeurs sensiblement normales alors que

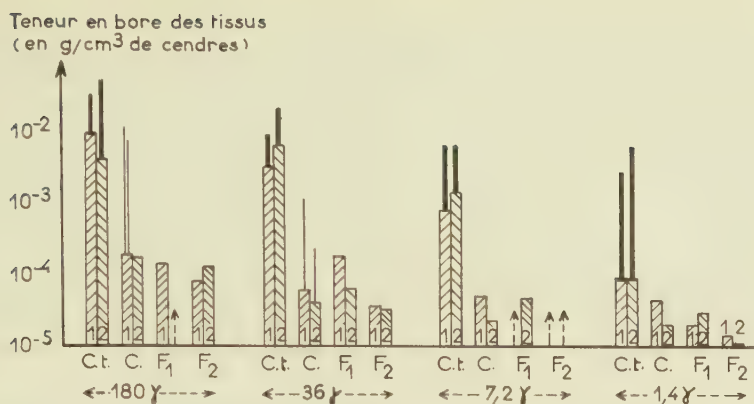


Figure 36 - Alimentation foliaire, par des doses de bore échelonnées, de plantules antérieurement carencées.

L'expérience a été menée sur des plantules de *Raphanus sativus* qui ont subi 4 jours de carence et ont été traitées 4 jours avant le dosage.

7,2 γ se révèle un peu faible et 1,4 γ franchement insuffisant même pour le cotylédon traité. On remarque de plus que les traitements par des doses importantes (180 et 36 γ) s'accompagnent de l'apparition de points d'accumulation très riches (jusqu'à 10^{-2} g par cm^3 de cendres) au niveau des pores de sudation : il semble donc qu'une partie du bore absorbé par voie foliaire soit assez rapidement passée dans les vaisseaux et partiellement rejetée par les stomates aquifères.

Un dernier essai fut encore réalisé, toujours sur des plantules de radis carencées, pour comparer l'efficacité du traitement foliaire selon qu'il est effectué sur un cotylédon (comme dans toutes les expériences précédentes) ou sur une feuille proprement dite. La figure 37 indique les résultats obtenus ; le traitement par les feuilles se révèle un peu plus efficace que par

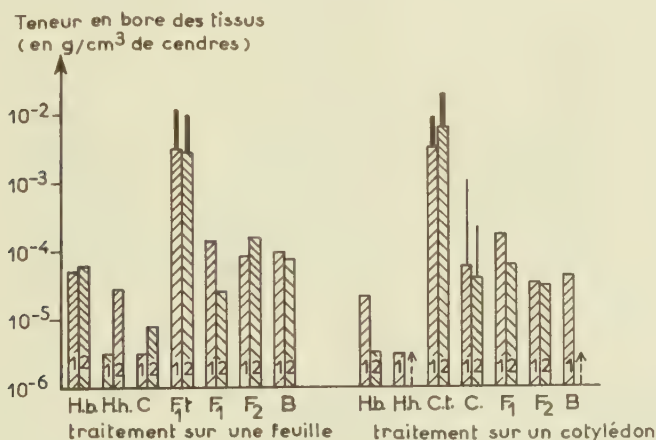


Figure 37 - Alimentation foliaire par les feuilles proprement dites ou les cotylédons. Plantules de *Raphanus sativus* carencées pendant 10 jours et traitées depuis 6 jours (36 γ de bore par plante, en une seule goutte).

les cotylédons en ce qui concerne l'alimentation des divers organes de la plante, mais les différences ne sont pas très importantes : dans les deux cas, la partie inférieure des hypocotyles (point de départ des nouvelles racines) s'enrichit plus que la partie supérieure et les bourgeons reçoivent des quantités de bore appréciables. On retrouve très nettement ici le transport préférentiel vers les organes de même niveau ou de niveau immédiatement supérieur à celui de l'organe traité : à la suite d'un traitement sur un cotylédon, ce sont en effet les cotylédons et les feuilles F_1 qui sont les plus riches, alors qu'après un traitement sur une feuille F_1 , ce sont les feuilles F_1 et F_2 qui s'enrichissent, les cotylédons restant très pauvres. Ceci dit, les mouvements du bore dans la plante ne paraissent cependant pas être complètement polarisés, car il y a eu passage du bore absorbé par la feuille traitée aussi bien vers les organes situés au-dessus qu'au-dessous de cette dernière.

c) Recherches menées avec des techniques autres que celle des gouttes.

Les essais ont été effectués sur des *Helianthus annuus* carencés depuis 6 jours et infectés par *Agrobacterium tumefaciens* ; l'une des plantules, et ceci nous servira de point de comparaison avec les expériences précédentes, a reçu le bore 10 sous la forme d'une goutte de solution d'acide borique, contenant 36 γ de bore, déposée sur une feuille. Pour la seconde, l'une des feuilles trempait dans une solution d'acide borique à 2.10^{-3} g de bore 10 par ml. La troisième enfin fut alimentée par injection quotidienne dans la tige de 1 γ de bore 10 (selon la technique de Chorney et Scully, 1959). Les plantules furent soumises, à la détection du bore 10, dix jours après le début de ces traitements, et les résultats obtenus sont résumés sur la figure 38.

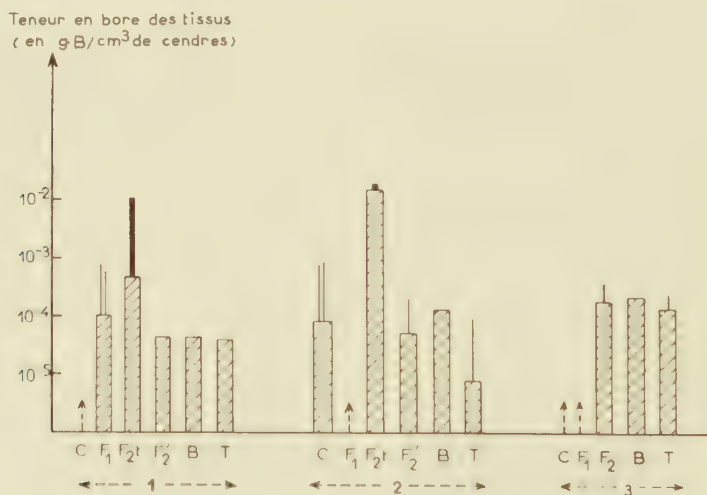


Figure 38 - Divers modes de nutrition non radicale de plantules d'*Helianthus annuus* carencées et infectées d'*Agrobacterium tumefaciens*.

- (1) Traitement effectué par dépôt d'une goutte sur une feuille.
- (2) Trempage de la feuille dans la solution d'acide borique.
- (3) Injection directe dans la tige.

Les droites verticales ont, pour les feuilles et les cotylédons, leur signification habituelle. Pour les tumeurs elles indiquent la teneur en bore de la base lignifiée.

En comparant les traitements (1) et (2), on constate que la feuille traitée s'enrichit notablement plus (même dans la partie qui n'a pas été en contact immédiat avec la solution d'acide borique) lorsqu'elle trempe dans la solution, que lorsqu'elle en reçoit simplement une goutte ; pour les autres organes, les résultats sont assez voisins, et l'on note en particulier, dans les deux cas, l'apparition de points d'accumulation du bore dans les feuilles. Mais c'est l'injection directe par piqûre dans la tige (3) qui se révèle la méthode la plus efficace pour le réapprovisionnement des feuilles, des bourgeons et des tumeurs. Quel que soit le mode d'alimentation non radicale, les tumeurs sont, en moyenne, un peu moins riches que les bourgeons et les feuilles. C'est une constatation que nous avons déjà faite au paragraphe I de ce chapitre pour des plantules alimentées en bore normalement par les racines ; mais nous voyons de plus ici que, dans la tumeur, la base lignifiée est sensiblement plus riche en bore que les tissus voisins.

3/ Echanges de bore entre organes.

a) Mise en évidence.

En étudiant le passage aux conditions de carence, nous avons déjà été conduits à postuler l'existence d'échanges de bore entre organes. Deux autres expériences, effectuées en même temps et dans les mêmes conditions que celle-là, ont été consacrées à l'étude de ces échanges.

Dans le premier essai (fig. 39) il fut utilisé une plantule (n° 4 sur la figure) qui se trouvait depuis sept jours sur un milieu à teneur en bore naturel normale ($4 \cdot 10^{-7}$ g/ml) après avoir passé le début de sa vie sur un milieu à teneur en bore 10 excessive ($5 \cdot 10^{-6}$ g/ml). Sur cette plantule, on a analysé la teneur en bore 10 des feuilles F_3 , apparues après le changement de milieu, pour la comparer à celle des feuilles F_3 de plantes de même âge cultivées depuis toujours sur le milieu à $4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore naturel (plantes 1, 2, 3 sur la figure 39). Le bore naturel contenant 20 % de bore 10, il est normal que l'on retrouve un peu de bore 10 dans les feuilles F_3 des plantes (1), (2) et (3) ; mais on constate que la feuille F_3 de la plante (4), qui pourtant s'est développée comme celles des plantes (1), (2) et (3) sur le milieu

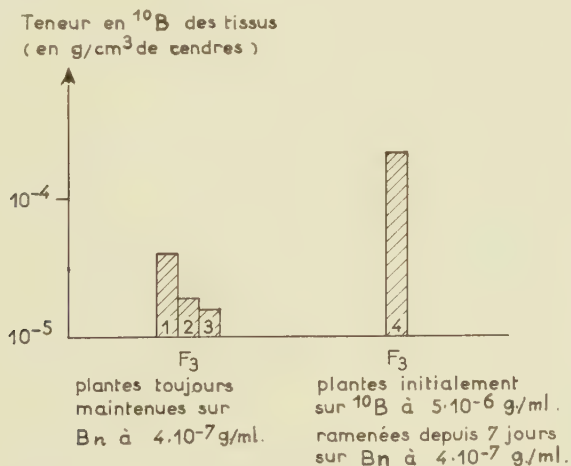


Figure 39 - Teneur en bore 10 de feuilles jeunes apparues pendant que la plante est cultivée sur un milieu à $4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore naturel. (*Helianthus annuus*)
Trois de ces plantes (1,2,3) ont toujours été cultivées sur ce milieu ; la quatrième (4) n'y a été transportée que depuis 7 jours, et elle était jusque là sur un milieu à $5 \cdot 10^{-6}$ g/ml de bore 10.

à 4.10^{-7} g/ml de bore naturel, contient beaucoup plus de bore 10 que ces dernières : ce bore 10 supplémentaire ne peut provenir que du reste de la plante, feuilles adultes ou tige déjà développées sur le milieu à 5.10^{-6} g/ml.

Dans le deuxième essai (fig. 40) nous avons utilisé trois plantules d'*Helianthus annuus* qui ont toujours été cultivées sur un milieu contenant

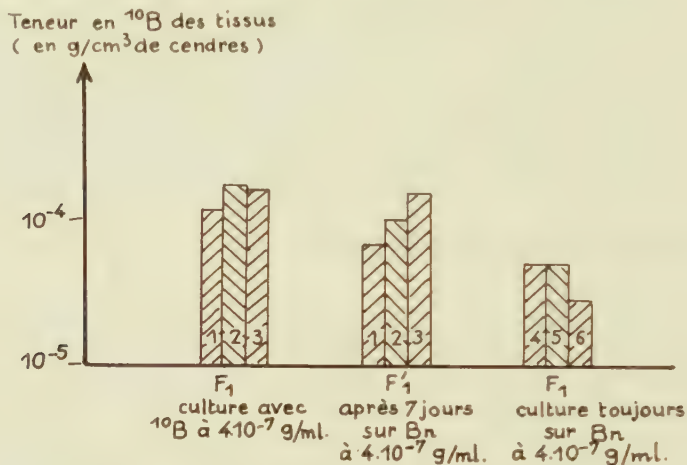


Figure 40 - Echanges de bore dans la plante.

- A gauche, teneur en ^{10}B des feuilles adultes de trois plantules cultivées sur milieu à 4.10^{-7} g/ml de ^{10}B .

- Au milieu, teneur en ^{10}B des feuilles, symétriques des précédentes, prélevées sur les mêmes plantes, après sept jours de culture sur milieu à 4.10^{-7} g/ml de bore naturel.

- A droite, pour comparer, teneur en ^{10}B de feuilles adultes de plantes cultivées depuis toujours sur milieu à 4.10^{-7} de bore naturel.

4.10^{-7} g/ml de bore ; mais, pendant les quinze premiers jours de culture ce bore a été fourni sous forme de bore 10 pur, et pendant les sept jours suivants sous forme de bore naturel. Deux paires de feuilles (F_1 et F_2) s'étaient développées avant le changement de milieu, et l'on s'est intéressé à la teneur en bore de la paire n° 1 : sur chaque plante, la première feuille de cette paire (F_1) a été prélevée juste avant le changement de milieu, et la deuxième (F'_1) sept jours après le passage sur le milieu nutritif à bore naturel. Puisqu'il n'y a pas eu de changement dans la teneur en bore du milieu (toujours 4.10^{-7} g/ml), les feuilles considérées n'ont pratiquement pas changé de teneur en bore total (comparer les feuilles F_1 des plantes 7 à 13 de la figure 26, aux feuilles F_1 des plantes de la figure 27, p. 61) : donc F'_1 est aussi riche en bore total que F_1 pour chacune des plantules (1), (2) et (3), or nous constatons sur la figure 40 que, dans chaque cas, F'_1 est toujours un peu moins riche en bore 10 que F_1 . Ceci montre que les feuilles F'_1 ont cédé au reste de la plante un peu du bore qu'elles contenaient primitivement. Remarquons que, dans ce cas, les quantités échangées par les feuilles F'_1 sont assez petites.

Il semble donc y avoir une certaine contradiction entre les résultats de cette dernière expérience, d'une part, où les échanges apparaissent faibles, et ceux de l'essai précédent et de l'expérience II C 1 b (p. 68) d'autre part où les échanges semblent au contraire être très importants. En fait ceci s'interprète facilement en considérant que, dans les cas des figures 34 et 39, après le changement de milieu, il restait encore, dans les vaisseaux des plantules, une partie du bore en excès absorbé sur le premier milieu,

et que ce bore continuait à se distribuer dans la plante ; tandis que, dans le cas de la figure 40, nous observions un véritable échange entre le bore assimilé par les tissus d'une feuille et le reste de la plante. Nous pouvons en conclure que le bore, très mobile lorsqu'il vient d'être absorbé et qu'il est dans le système vasculaire, est presque complètement immobilisé lorsqu'il pénètre dans les tissus foliaires. Et ceci explique en particulier pourquoi la nutrition foliaire a un aussi faible rendement pour réalimenter en bore l'ensemble des tissus d'une plante.

b) Influence des sucres sur la migration du bore.

Etant donnée l'importance qui a été attribuée aux combinaisons bore-sucres dans l'hypothèse de Gauch et Dugger (1954) on pouvait se demander si ce n'était pas une interaction avec les sucres qui provoquait cette brusque immobilisation du bore dans les tissus. Aussi des expériences ont-elles été réalisées pour étudier la vitesse de migration du bore dans une tige selon que la solution d'acide borique que l'on fait absorber contient, ou non, également des sucres.

Les essais ont été effectués sur de jeunes plantules de haricots, primitivement cultivées sur de la terre, et dont on sectionnait les feuilles, les cotylédons et les racines au moment de l'expérience. Les tiges ainsi obtenues étaient mises à tremper, par la base ou les pétioles des feuilles supérieures (cf. fig. 41), dans une solution d'acide borique de concentration en bore $1,7 \cdot 10^{-3}$ g/ml, à laquelle on ajoutait, ou non, suivant le cas, 1 % de glucose. Après deux heures de contact, des fragments de 1 cm de longueur étaient prélevés à trois niveaux : 1 cm (fragment a), 9 cm (fragment b) et 18 cm (fragment c) au-dessus du niveau d'affleurement du liquide. Par voie colorimétrique classique, on déterminait la teneur de ces fragments en bore absorbé, après avoir évidemment déduit la teneur en bore initialement présent que l'on mesurait, lors d'un essai préliminaire, sur des témoins non enrichis.

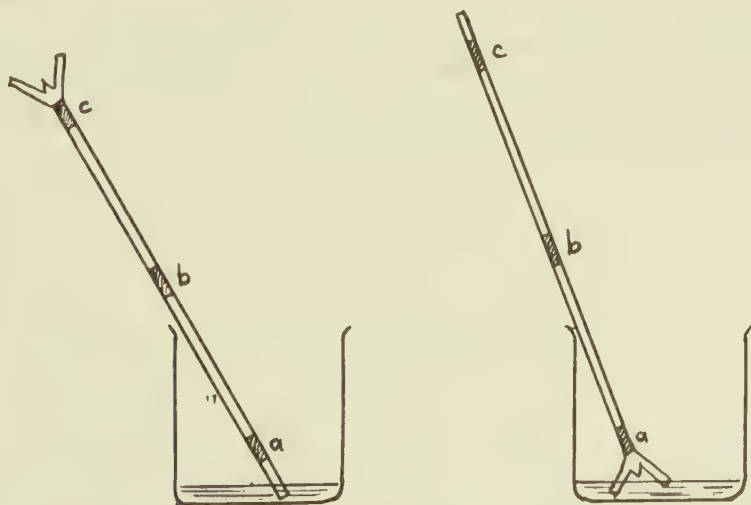


Figure 41 - Préparation des plantules de Haricot destinées à l'étude des migrations du bore.

- A gauche, plantules alimentées par la base ; à droite, par les pétioles.
- Des prélèvements ont été faits :
 - en a, à 1 cm au-dessus de la surface du liquide.
 - en b, à 9 cm " " "
 - en c, à 18 cm " " "

Tableau 13

Migrations du bore dans des tiges de Haricots
(chacune des teneurs indiquées ici correspond à la moyenne
des valeurs obtenues sur 4 à 8 plantules)

N° de l'essai	Plantes alimen- tées par	Type de solution absorbée	Teneurs en p.p.m. des prélèvements			Gradients		
			T _a	T _b	T _c	$\frac{T_a - T_b}{8 T_a}$	$\frac{T_b - T_c}{9 T_a}$	$\frac{T_a - T_c}{17 T_a}$
1	la base	B B+glucose	1737 1487	359 740	56 16	0,097 0,063	0,019 0,054	0,056 0,057
	les pétioles	B B+glucose	2015 2288	780 1087	127 67	0,077 0,066	0,036 0,050	0,055 0,058
2	la base	B B+glucose	2031 1749	332 172	33 49	0,104 0,113	0,016 0,008	0,058 0,058
	les pétioles	B B+glucose	3658 3091	772 628	63 40	0,098 0,100	0,021 0,021	0,058 0,058

Soient T_a, T_b, T_c, les teneurs des divers fragments en parties de bore absorbé par million de parties de matière sèche. On apprécie la vitesse de déplacement du bore par les gradients $\frac{T_a - T_b}{8 T_a}$, $\frac{T_b - T_c}{9 T_a}$, $\frac{T_a - T_c}{17 T_a}$, exprimés en p.p.m. de bore absorbé par p.p.m. dans le fragment a et par cm de tige ; on élimine ainsi l'influence des variations de l'épaisseur des tiges d'une plantule à l'autre ; et, naturellement, les gradients les plus élevés correspondent aux mouvements de bore les plus lents.

Le tableau 13 résume les résultats obtenus. Les gradients sont assez variables tout le long des tiges ; mais on ne constate pas qu'ils soient, entre deux niveaux déterminés, systématiquement plus élevés selon qu'il y ait ou non du sucre dans la solution, ni selon que le bore soit fourni par la base ou par les pétioles. Il n'y a donc pas de sens privilégié pour les déplacements du bore ; et, par ailleurs, la présence de glucose ne modifie pas de façon sensible la vitesse des déplacements.

CHAPITRE II

BESOINS EN BORE DES VÉGÉTAUX

Les expériences ont été conduites sur un assez grand nombre d'espèces, Angiospermes et Cryptogames ; nous les examinerons successivement. Sauf indications contraires, toutes les concentrations dans les milieux nutritifs sont exprimées en grammes par millilitre.

I - ETUDE DES ANGIOSPERMES

A - ANGIOSPERMES DICOTYLEDONES -

1/ Etude préliminaire (optimum, excès, carence).

Ces essais ont été destinés essentiellement à vérifier l'efficacité des techniques et à faire le lien avec les résultats des chercheurs antérieurs.

a) Courbes d'action du bore.

Elles ont été construites pour la seule espèce *Raphanus sativus*. L'expérience a été faite en serre, pendant l'été, en éclaircissement continu, la température variant entre 25 et 30°C. Dans ces conditions, la croissance est très rapide, et, en particulier, les racines atteignent pratiquement leur maximum d'élongation en dix jours de culture ; la relation existant entre leur vitesse moyenne de croissance pendant cette période et la teneur en bore du milieu est indiquée sur la figure 42. On trouvera d'autre part sur les figures 43 et 44 les pourcentages de plantes tubérisées en fin d'expérience et les pourcentages des plantes restées vivantes après des durées de culture croissantes.

Pour le Radis, dans les conditions expérimentales précisées ci-dessus, l'optimum est donc voisin de $2 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore, ce qui s'accorde très bien avec les résultats déjà connus pour d'autres Angiospermes (historique, II B 5 b p. 15) ; mais il s'étend pratiquement de $2 \cdot 10^{-8}$ à $2 \cdot 10^{-6}$.

b) Symptômes d'excès en bore.

La figure 45 montre l'aspect de Radis cultivés sur un sol très riche en acide borique (200 g par Kg de terre) : ils grandissent peu, ne tubérisent pas et ne donnent pas de fleurs ; les feuilles sont petites, crispées, elles meurent rapidement ; les hypocotyles et les racines restent petits. Sur solution nutritive, le même aspect s'obtient pour des concentrations voisines de $2 \cdot 10^{-5}$; et si la teneur est encore plus élevée, la croissance cesse rapidement, et les plantes se nécrosent et meurent.

Dans les mêmes conditions, des symptômes tout à fait analogues ont été observés chez *Helianthus annuus* et *Oenothera parviflora*.

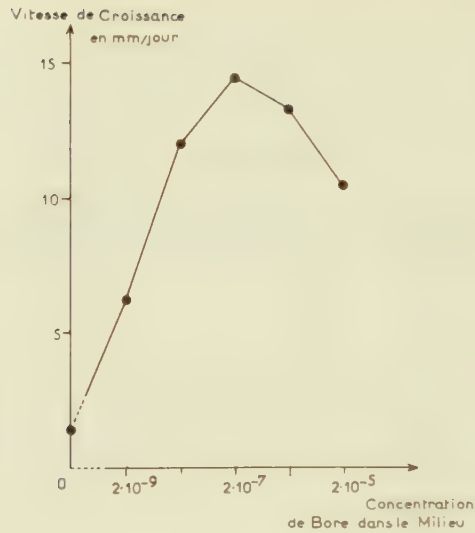


Figure 42 - Vitesse moyenne de croissance des racines en fonction de la teneur en bore du milieu.
 - Il s'agit de radis cultivés en jours continus à 25° environ.
 - L'optimum est voisin de $2 \cdot 10^{-7}$ g/ml.

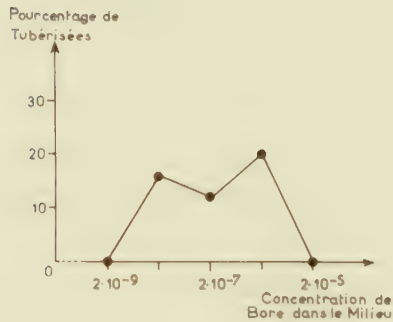


Figure 43 - Pourcentage de Radis tubérisés en fonction de la concentration en bore du milieu.
 - Les conditions d'expérience sont les mêmes que celles décrites à la figure précédente.
 - Les observations ont été effectuées après 45 jours d'expérience.

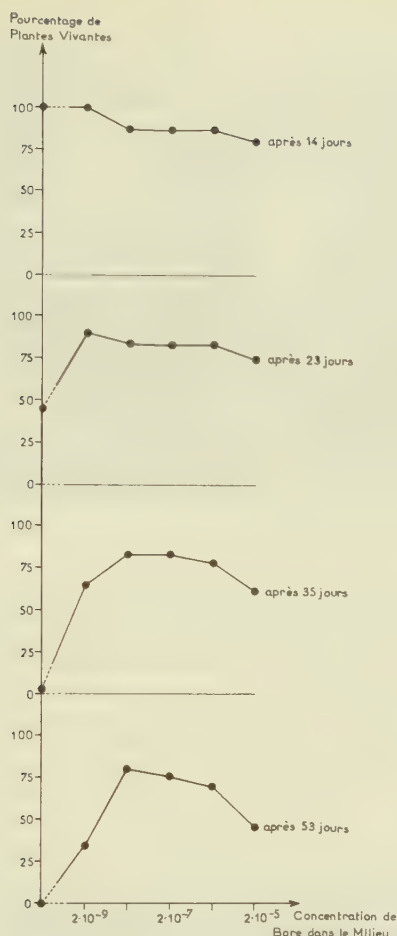


Figure 44 - Durée de vie des plantules de *Raphanus sativus* en fonction de la teneur en bore du milieu.

- Mêmes conditions expérimentales que dans les deux figures précédentes.

- L'optimum est voisin de $2 \cdot 10^{-7}$, mais une teneur en bore excessive de $2 \cdot 10^{-5}$ est supportée mieux que la carence.

c) Symptômes de carence (voir figures 46 à 49).

Les observations des auteurs antérieurs ont été retrouvées dans l'ensemble. Chez la plupart des espèces, ce sont les racines qui présentent les premiers symptômes : arrêt de la croissance et nécrose des pointes (*Fragaria vesca*, *Raphanus sativus*, *Daucus carota*, *Asperugo procumbens*, *Scrofularia alata* et *vernalis*, *Oenothera biennis* et *parviflora*, *Solanum lycopersicum*). Les feuilles jeunes restent toujours très petites, et celles qui sont déjà formées se dessèchent peu à peu, en commençant tantôt par les plus âgées (*Asperugo procumbens*, *Raphanus sativus*, *Xanthium pennsylvanicum*), tantôt par les plus jeunes (*Urtica pilulifera*, *Helianthus annuus*, *Solanum lycopersicum*). Les tubercules ne se forment pas (*Daucus carota*, *Beta vulgaris*, *Raphanus sativus*) et la croissance de tous les organes est fortement réduite ou arrêtée ; seuls les hypocotyles, surtout chez le Radis, semblent souffrir assez peu, mais ils présentent ce-



Figure 45 - Symptômes d'excès en bore.

- A gauche, plantes cultivées sur un milieu trop riche en bore.
- A droite, plantes normales, du même âge, déjà tubérisées.

pendant de sensibles diminutions d'allongement et de poids (voir tableau 14). Une mention particulière doit être faite pour les apex : très résistants chez certaines plantes (*Daucus carota*, *Fragaria vesca*, *Solanum lycopersicum* et *Raphanus sativus*), ils sont au contraire très sensibles chez *Bidens radiata*, *Urtica pilulifera*, *Anagallis arvensis* et surtout *Helianthus annuus* où ils commencent à brunir deux à quatre jours après le début de la carence (fig. 46) ; et j'ai constaté de plus, sur cette dernière espèce, que le bourgeon terminal perdait sa dominance bien avant d'avoir subi une nécrose complète irréversible; il m'a été possible en effet, bien que les plantes utilisées ne présentent pas normalement de rameaux latéraux, d'en faire apparaître, alors même que la tige principale continuait son développement : on soumettait les sujets en expérience à une carence en bore de quelques jours (disparition de la dominance apicale), puis on rendait du bore (reprise générale de croissance pour le bourgeon terminal et les bourgeons latéraux) ; on verra à la figure 61 le cas particulier d'une de ces expériences.

Tableau 14

Influence de la carence sur l'allongement
et l'augmentation de poids des hypocotyles

Plantes	Mesures	Etat des plantules		
		Au moment du repiquage	Après 1 semaine sur milieu complet	Après 1 semaine sur milieu carencé
<i>Raphanus sativus</i>	Longueur moyenne (en mm)	44,2	73,9	64,6
	Poids frais moyen (en mg)	47	92	75
	Poids sec moyen (en mg)	1,8	3,3	3,3
<i>Helianthus annuus</i>	Longueur moyenne (en mm)	49,4	124	82,8
	Poids frais moyen (en mg)	190	660	387
	Poids sec moyen (en mg)	8,45	22,35	16,9



a



b

Figure 46 - Carence en bore chez *Helianthus annuus*.

a) Carence à son début, les plantules ont été transportées sur le milieu carencé depuis 4 ou 5 jours, et les apex commencent à s'aplatir et à brunir mais ne sont pas encore nécrosés.

b) témoins.



Figure 47 - Carence en bore chez *Raphanus sativus*.

Plantules de *Raphanus sativus* repiquées, aussitôt germées, sur milieu complet (à gauche) et carencé (à droite).



Figure 48 - Carence en bore chez *Bidens radiata*.
 - A gauche, plantules carencées depuis trois semaines environ.
 - A droite, témoins de même âge.

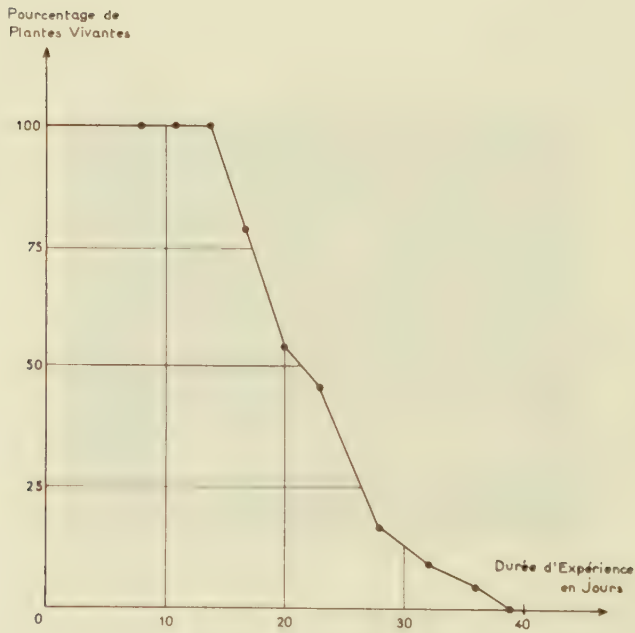


Figure 49 - Durée de survie de plantes carencées. (*Raphanus sativus*).
 Evolution d'une population carencée cultivée en jours continus à 25° environ.

Finalement, après un temps de carence suffisant, la mort survient toujours ; et la figure 49 représente l'évolution dans le temps d'une population carencée de *Raphanus sativus* : il faut à peu près un mois pour que disparaisse, chez cette espèce, 90 % de l'effectif initial ; *Xanthium pennsylvanicum* parvient à survivre plusieurs mois ; par contre *Asperugo procumbens* et *Urtica pilulifera* paraissent très sensibles et meurent en moins de quinze jours. La diversité des réponses à la carence, constatée dans l'historique (II B 2 p.12), correspond donc bien à un caractère spécifique et non pas à de simples différences de techniques entre les divers chercheurs.

2/ Traitement de la carence.

La plupart des essais ont été effectués sur l'espèce *Raphanus sativus*. Nous étudierons successivement l'efficacité d'un apport de bore au milieu nutritif et de l'alimentation foliaire.

a) Traitement de la carence par l'intermédiaire du milieu.

Lorsqu'on redonne du bore au milieu nutritif, des tiges se développent, généralement d'ailleurs à partir de bourgeons axillaires, et les feuilles reprennent leur croissance, les plus basales restant cependant déformées et crispées (fig. 50) ; mais l'effet est surtout net sur les racines : en effet, si les plus vieilles restent nécrosées, il en apparaît très vite de nouvelles, à partir souvent de l'hypocotyle, et la figure 51 montre qu'au bout d'une journée 50 % des plantes traitées (Radis carencés depuis dix jours) ont déjà formé des racines visibles qui continuent ensuite à s'allonger. C'est avec des concentrations voisines de 10^{-7} que l'augmentation de la durée de vie et la vitesse de reprise de la croissance sont les plus grandes : on le voit sur les figures 52 et 53, et ce fut vérifié avec des gammes de concentration plus rapprochées. On constate cependant (fig. 52, traits pleins) qu'appliqué immédiatement après la carence, un traitement par 10^{-7} g de bore par ml est un peu dépressif par rapport aux doses moins élevées : il y a donc intérêt, pour obtenir le rendement maximum, non pas à traiter immédiatement par la quantité optimum, mais plutôt à apporter d'abord une dose faible qu'on augmentera ensuite peu à peu.

La durée du temps de carence qui précède le traitement a évidemment une grosse influence sur celui-ci : pour le Radis, 25 % des plantes sont en-



Figure 50 - Plantules d'*Helianthus annuus* carencées puis réapprovisionnées en bore. Les feuilles nouvelles qui commencent à croître sont encore très déformées.

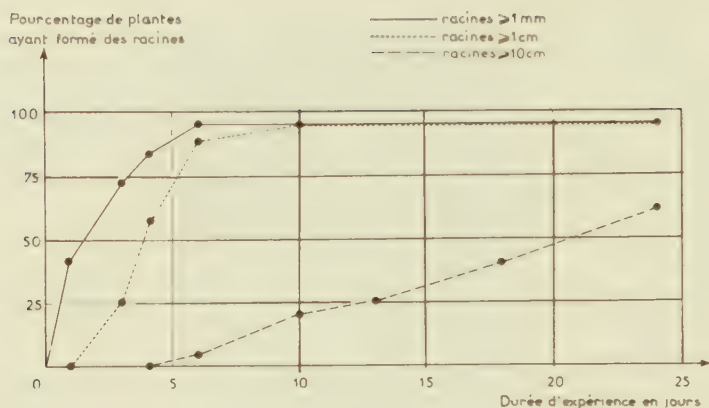


Figure 51 - Réapparition et développement des racines à la suite d'un apport de bore à des plantules de *Raphanus sativus* carencées.

- Dans cet essai, comme dans ceux qui sont représentés par les trois figures suivantes, les vieilles racines nécrosées ont été sectionnées pour qu'on puisse observer facilement l'apparition de nouvelles racines.

- Le traitement a été effectué ici par une concentration de $5 \cdot 10^{-8}$ g/ml de bore.

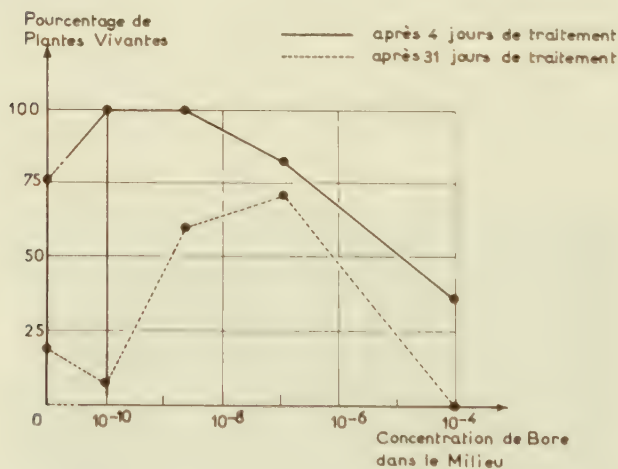


Figure 52 - Survie de plantules de *Radis* carencées à la suite d'un traitement par diverses doses de bore :

10^{-4} est nettement excessif ;

10^{-9} et 10^{-10} ne provoquent qu'une amélioration passagère ;

10^{-7} représente à peu près l'optimum à long terme, mais il est déjà mal supporté par les plantes qui ont trop souffert de la carence.

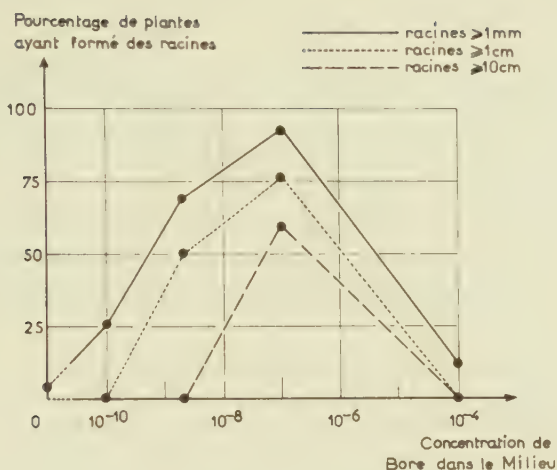


Figure 53 - Réapparition et développement des racines chez les plantules carencées de *Raphanus sativus* à la suite d'un traitement par diverses doses de bore. Les observations ont été faites un mois après le début du traitement. L'optimum, surtout en ce qui concerne l'allongement des racines qui apparaissent, est voisin de 10^{-7} .

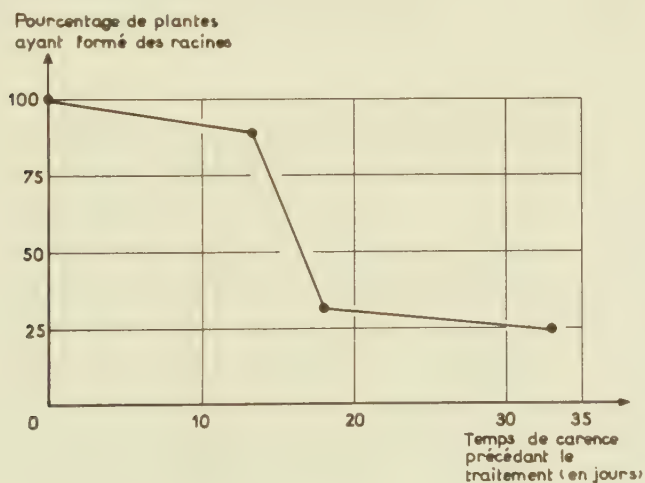


Figure 54 - Influence de la durée du temps de carence précédant le traitement sur l'efficacité de ce dernier. (*Raphanus sativus*). Les plantules ont été repiquées, aussitôt germées, sur milieu carencé, et elles ont été ramenées sur milieu normal après des temps de carence variables ; on a représenté ici le pourcentage de plantes qui, dans chaque cas, ont formé de nouvelles racines après quinze jours de traitement.

core capables de reformer des racines après un mois de carence (fig. 54) ; mais certaines espèces sont beaucoup plus fragiles, et, en particulier, pour *Urtica pilulifera* et *Asperugo procumbens*, la carence cesse complètement d'être réversible au bout d'une semaine.

b) Traitement de la carence par alimentation foliaire.

Ce problème ayant constitué l'essentiel d'un travail antérieur (Thellier 1959 a et 1961), je me contenterai de résumer brièvement les résultats obtenus à l'aide de quelques figures.

Les expériences furent menées à 20°, en éclaircissement continu, en apportant une goutte de 0,02 ml, mesurée à la micropipette, d'une solution d'acide borique de concentration connue sur une feuille de chaque plante carencée ; et, ici encore, on procédait à l'ablation des racines nécrosées avant d'effectuer le traitement.

Les plantes carencées ainsi traitées réagissent en reprenant leur croissance et notamment en formant de nouvelles racines ; mais, ces racines apparaissent beaucoup plus lentement que lorsqu'on apporte le bore par la solution (voir figure 57 comparée à la figure 51), elles cessent très rapidement de s'allonger et recommencent à se nécroser ; de même, si la durée de survie est augmentée nettement, elle n'est cependant jamais suffisante pour permettre à la plantule de terminer son cycle de développement. La dose de bore optimum par plante est de l'ordre d'une dizaine de γ (voir fig. 55 et 56), tout au moins pour *Raphanus sativus*. Ici encore, après un temps de carence trop prolongé, les plantules cessent de pouvoir répondre au traitement (fig. 58) ; remarquons à ce sujet qu'un traitement trop précoce paraît également peu efficace : il s'agit en fait d'un effet secondaire, dû à la trop grande jeunesse des plantules traitées par une dose supraoptimale (ici 36 γ) ; ceci fut vérifié en soumettant à un même temps de carence court et à un même traitement excessif des plantules d'âges différents : seules les plus âgées parvinrent toutes à reformer des racines (voir tableau 15).

Tableau 15

Influence de l'âge des plantes sur l'efficacité
d'un traitement foliaire de la carence par des doses excessives.
Expérience effectuée sur *Raphanus sativus*.

Age des plantes au début de la carence	Durée du temps de carence	Dose de bore apportée à chaque plante	Pourcentage de plantes ayant formé des racines après 25 jours de traitement
2 jours	2 jours	72 γ	76 %
12 jours	2 jours	72 γ	100 %

En résumé, un traitement foliaire de la carence produit qualitativement les mêmes effets qu'un apport de bore au milieu nutritif, mais il est quantitativement moins efficace, et il risque, surtout pour les jeunes plantules, de devenir rapidement toxique.

3/ Influence des conditions générales ambiantes sur les besoins en bore.

a) Photopériode et température.

Chez *Raphanus sativus*, la photopériode n'exerce pas une grosse influence sur l'apparition des symptômes de carence : les feuilles des plantules déficientes se dessèchent simplement un peu plus rapidement en jours continus qu'en jours de 10 heures. La température, par contre, a une influence plus

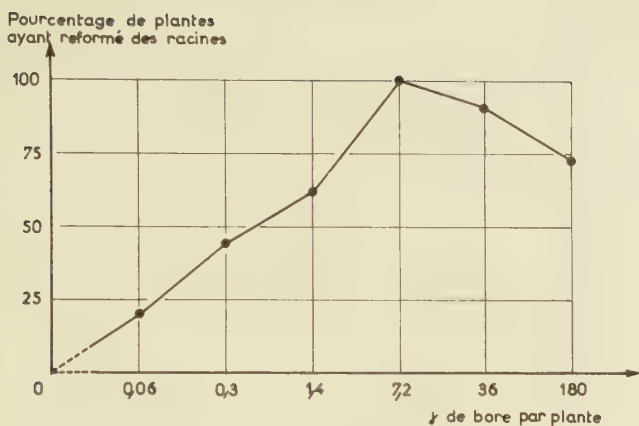


Figure 55 - Réapparition des racines en fonction de la dose reçue par alimentation foliaire chez des plantules carencées de *Raphanus sativus*.
Les dénombrements ont été faits trois semaines après le traitement.

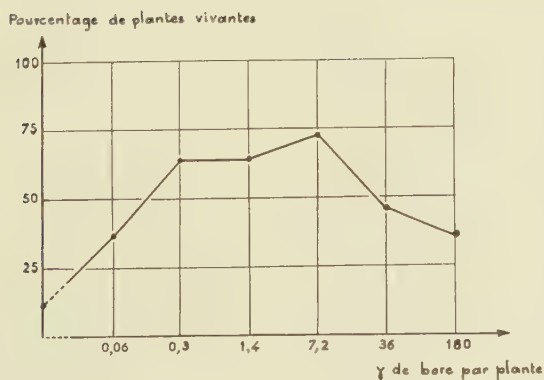


Figure 56 - Accroissement de la durée de survie en fonction de la dose reçue par alimentation foliaire chez des plantules carencées de *Raphanus sativus*.
Les dénombrements ont été effectués, ici encore, trois semaines après le traitement.

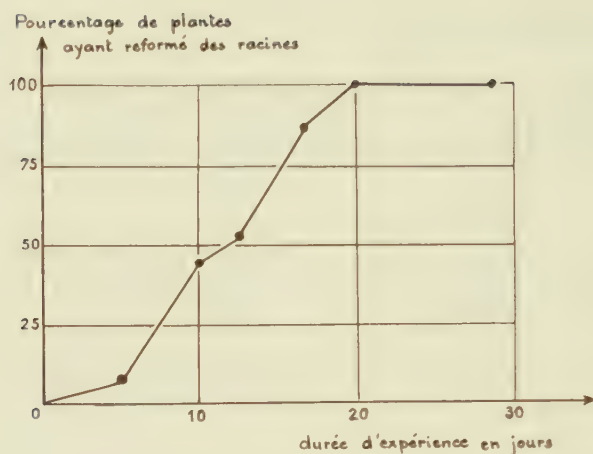


Figure 57 - Réapparition des racines à la suite d'un traitement foliaire de la carence en bore.

L'expérience a été réalisée sur *Raphanus sativus*, avec une dose de 7,2 γ par plante.

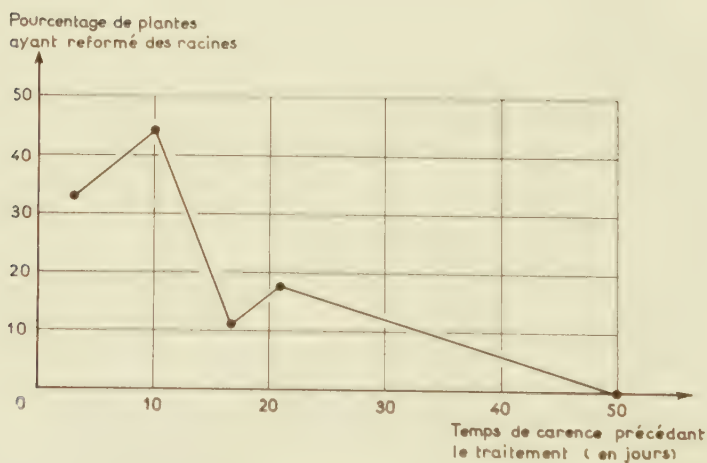


Figure 58 - Influence de la durée du temps de carence précédant le traitement sur l'efficacité de ce dernier. (*Raphanus sativus*).

Les dénombrements ont été faits dans chaque cas 25 jours après le traitement (36 γ de bore par plante).

sensible : par rapport à ce qui se passe dans les conditions habituelles, un abaissement de la température jusqu'à 10°C retarde l'apparition des symptômes de carence, alors qu'une élévation de la température, jusqu'à 30°C et au-delà, l'accélère au contraire notablement (Theillier, 1959 a et b). Combinant l'influence de ces deux facteurs (photopériode et température), une expérience analogue à celle que décrivent les figures 42, 43 et 44 (pp.78 et 79) a été réalisée en journées de 10 heures, à 18° environ : dans ces conditions (fig. 59 et 60), les plantes deviennent moins sensibles à la carence et plus sensibles à l'excès ; l'optimum, déplacé vers la gauche, est d'environ $2 \cdot 10^{-8}$ g de bore par ml de solution nutritive.

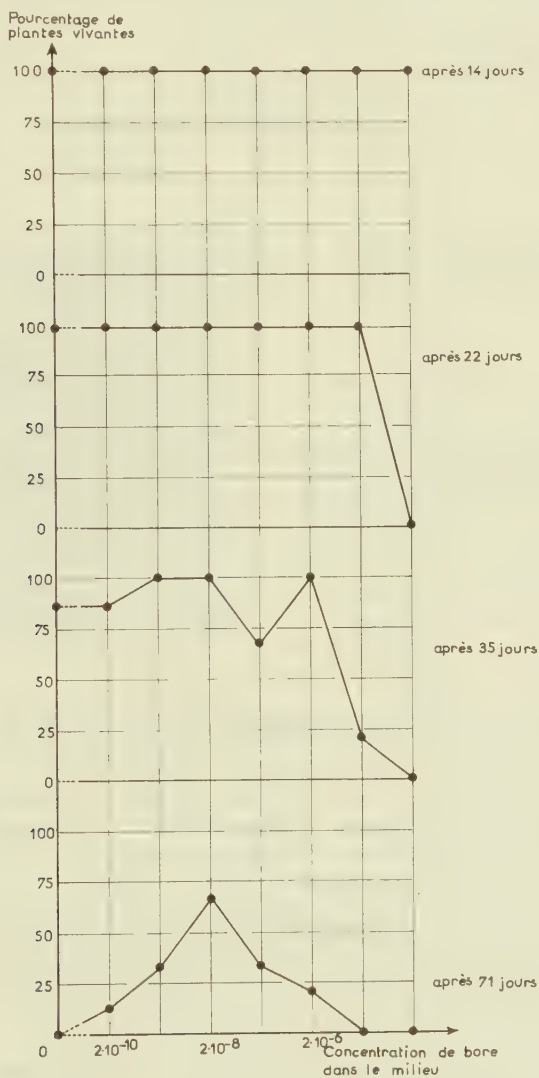


Figure 59 - Survie des plantes en fonction de la teneur en bore du milieu. (*Raphanus sativus*).

A 18°, en jours de 10 heures, les concentrations excessives (10^{-5} à 10^{-4}) se révèlent beaucoup plus rapidement néfastes que la carence.

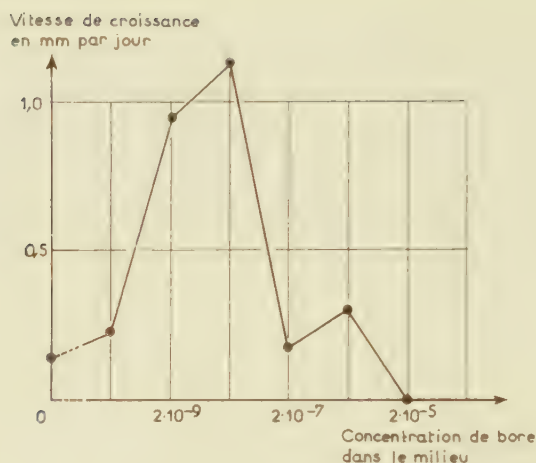


Figure 60 - Vitesse de croissance des racines en fonction de la teneur en bore du milieu, à 18°, en jours de 10 heures. (*Raphanus sativus*).

La carence, comme l'excès, agit beaucoup sur le développement du système radical.

Notons enfin qu'un abaissement de température augmente la résistance des plantes à un traitement foliaire à doses excessives.

b) Conditions antérieures de nutrition en bore.

Des plantules d'*Helianthus annuus* ont été transportées sur un milieu carencé après avoir été cultivées 15 jours sur un milieu normal ($4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore) ou à teneur en bore excessive ($5 \cdot 10^{-6}$). L'apparition des symptômes de carence a été retardée de quelques jours chez les plantes du deuxième lot par rapport à celles du premier : le bore dont nous avons plus haut (voir fig. 34) constaté le passage, dans ces conditions, des zones adultes vers les organes en croissance, a donc bien été utilisé pour permettre provisoirement la poursuite de la croissance.

4/ Influence de la nutrition en bore sur l'initiation des organes.

a) Initiation des feuilles et des bourgeons de tige.

Les résultats obtenus à ce sujet sont encore relativement peu étendus, et je ne dispose, en particulier, d'aucune étude histologique précise : nous discuterons ici d'observations morphologiques externes.

Il est classique de considérer que les plantes carencées ont un moins grand nombre de feuilles que les témoins ; mais ceci provient du fait que les apex, lorsqu'ils sont nécrosés, cessent évidemment d'en former : tant qu'ils restent fonctionnels, il semble bien que la vitesse de formation des feuilles soit à peu près la même qu'il y ait ou non du bore dans le milieu (voir tableau 16).

En ce qui concerne l'initiation des bourgeons de tiges, une expérience a été réalisée sur *Helianthus annuus* : les plantules, placées sur un milieu carencé dès leur germination, y ont été maintenues dix jours avant d'être réapprovisionnées en bore. On s'est aperçu alors que, sur certaines plantes (14 sur 73), se développaient 1 à 5 rameaux latéraux (voir fig. 61), exactement comme nous l'avons vu au paragraphe I A 1 c de ce chapitre p. ; mais, dans ce cas particulier, puisque les plantules étaient privées de bore

dès la germination, il s'agissait nécessairement de bourgeons initiés pendant la carence. Vu le petit nombre de rameaux latéraux finalement apparus (0,3 par plante en moyenne), il est possible que la carence ait ralenti l'initiation des bourgeons (encore est-il vraisemblable que certains bourgeons initiés n'aient pas été révélés par une croissance ultérieure), mais il est du moins certain qu'elle ne l'a pas bloquée complètement.

Tableau 16

Influence du bore sur l'initiation des feuilles

Plante utilisée	Nombre moyen de feuilles par plante avant la nécrose des apex	
	Milieu complet	Milieu carencé
<i>Raphanus sativus</i>	6,7	6,5
id.	8,8	9,0
<i>Bidens radiata</i>	14,9	14,6



Figure 61 - Plantule de Soleil réapprovisionnée en bore après une longue période de carence.

Plusieurs tiges se développent en même temps que l'axe principal ; elles proviennent de bourgeons axillaires initiés pendant la carence.

b) Initiation des racines.

Pour ces essais, je me suis intéressé uniquement aux ébauches initiées dans les hypocotyles, et les dénombrements ont été effectués selon la méthode décrite par Guillaot (1960).

En raison de la formation d'inhibiteurs de rhizogénèse dans les pointes des racines développées (Torrey, 1956 ; Libbert, 1957 ; Guillaot, 1960), il y a généralement peu d'ébauches dans les hypocotyles des plantes supérieures ; mais il suffit, pour en faire apparaître un grand nombre, de détruire artificiellement les pointes des racines (voir tableau 17) en les brûlant par exemple à l'aide d'une baguette de verre chauffée au rouge ; or la carence, nous l'avons vu, produit par nécroses une même destruction des pointes de racines existantes ; tout le problème consiste à voir si elle n'exerce pas en plus un rôle spécifique propre d'inhibiteur de rhizogénèse : le tableau 18, qui montre que, lors d'une carence suffisamment intense, il apparaît un foisonnement d'ébauches de racines dans l'hypocotyle, prouve qu'il n'en est rien. Il est possible cependant que la carence ralentisse légèrement la rhizogénèse : en effet, si l'on compare les sujets carencés à racines non encore nécrosées aux témoins à racines intactes (tableau 18), les sujets carencés à racines nécrosées aux témoins à racines détruites (tableau 17), et enfin les plantes mises à germer et cultivées sur un milieu carencé aux plantes ca-

rencées qui ont germé en présence de bore (tableau 19), on constate que le nombre de primordia existant dans l'hypocotyle est toujours un peu plus petit chez les premiers que chez les seconds. Mais ces résultats, considérés isolément, ne sont pas significatifs, et seule leur concordance permet de supposer que le bore est peut-être utile à l'initiation des ébauches de racines, à doses très faibles, bien inférieures à celles qui sont nécessaires à l'élongation ultérieure de ces organes.

Notons enfin qu'un excès de bore ($2 \cdot 10^{-4}$) a provoqué une grande variabilité dans les résultats, mais qu'il n'a jamais eu un effet reproductible d'inhibition ou de stimulation de la rhizogénèse.

Tableau 17

Influence de la destruction des pointes de racines et de la carence en bore sur la formation des ébauches dans l'hypocotyle.

(Essai effectué sur *Raphanus sativus*)

Teneur en bore du milieu	Nombre moyen d'ébauches par hypocotyle, les racines développées étant	
	intactes	brûlées
$3 \cdot 10^{-7}$	3,3	20,1
0	19,0	

Tableau 18

Influence de la carence en bore sur la formation des ébauches dans l'hypocotyle. (Les racines n'ont été brûlées dans aucun cas).

Plantes	Nombre moyen d'ébauches par hypocotyle			
	Premier essai		Deuxième essai	
	Témoins sur milieu complet	Pl. carencées à racines non encore nécrosées	Témoins sur milieu complet	Pl. carencées à racines nécrosées
<i>Sinapis arvensis</i>			5,3	10,4
<i>Impatiens balsamina</i>	8,3	7,1	5,5	13,7
<i>Lactuca sativa</i>	3,0	3,6		
<i>Beta vulgaris</i>			4,2	23,8
<i>Solanum lycopersicum</i>	14,4	9,4	16,2	33,0
<i>Fragaria vesca</i>	0	0		
<i>Helianthus annuus</i>	37,9	20,5	46,0	47,6
<i>Daucus carota</i>			10,3	18,4
<i>Raphanus sativus</i>			4,3	36,4

Tableau 19

Influence de la teneur en bore du milieu pendant la germination et pendant la culture sur l'initiation des racines.

(Essai effectué sur *Raphanus sativus*)

Conditions de germination	Conditions de culture	Nombre moyen d'ébauches par hypocotyle
avec bore	avec bore	0,4
avec bore	sans bore	13,8
sans bore	sans bore	11,4

c) Initiation des fleurs.

Les essais ont été conduits sur des plantes pour lesquelles l'action du froid, ou celle des journées courtes, ou encore celle des journées longues étaient indispensables (ou au moins très favorables) à l'induction de la mise à fleurs.

Toutes ces expériences ont été effectuées de façon analogue : dans un premier temps, les plantules étaient cultivées sur un milieu complet, en conditions non inductrices, jusqu'à ce qu'elles aient atteint une taille suffisante ; puis elles étaient transportées, toujours en conditions non inductrices, sur un milieu privé de bore ; lorsqu'elles présentaient des symptômes de carence indiscutables, on les soumettait aux conditions inductrices, le milieu nutritif restant dépourvu de bore ; enfin, on les retransportait sur un milieu complet, en conditions non inductrices, pour attendre la mise à fleurs.

On a toujours réalisé l'induction pendant un temps nettement supérieur à celui qui est considéré comme le minimum indispensable : ceci permettait d'avoir des témoins à floraisons très abondantes, par rapport auxquels il était facile d'étudier l'influence exercée par la carence en bore pendant l'initiation ; mais ceci conduisait à prolonger la durée de la culture sur le milieu carencé, ce qui provoquait la mort d'un grand nombre de plantes, et c'est pourquoi les populations expérimentales finalement obtenues sont souvent composées d'un nombre d'individus assez restreint.

Tableau 20

Réponse à l'induction par les jours longs en fonction de l'état de nutrition en bore pendant le traitement.
(L'induction est donnée par un éclaircissement continu)

Plantes utilisées	Durée de l'induction en jours	Conditions de nutrition en bore pendant l'induction	Nombre de plantes vivantes à la fin de la carence	Nombre de plantes ayant formé des boutons floraux après avoir été ramenées en jours courts depuis (en jours)				Nombre moyen de bourgeons formés par plante
				0	6	10	16	
<i>Asperugo procumbens</i>	7	avec bore en carence	12	1	11	12		
			4	1	3	4		
<i>Anagallis arvensis</i>	7	avec bore en carence	16	16	16	16	16	11,2
			23	23	23	23	23	10,3

Les résultats sont rassemblés dans les tableaux 20, 21, 22, et la figure 67. Dans tous les cas, les inductions effectuées pendant une période de carence intense ont effectivement provoqué l'initiation des fleurs ; on constate cependant qu'une carence, ainsi appliquée au moment de l'induction à la floraison, ralentit la vitesse de bourgeonnement et de floraison, et diminue, en général, le nombre moyen de bourgeons formés par plante ; et j'ai noté d'autre part qu'elle augmentait le nombre de fleurs stériles et diminuait légèrement la taille des hampes florales ; il y aurait donc peut-être une légère influence de la nutrition en bore sur l'initiation à la mise à fleurs ; et encore peut-on se demander s'il s'agit là d'un effet spécifique du bore, car Smith, Mac Ilrath et Bogorad (1957) ont obtenu sur *Xanthium pennsylvanicum* des résultats tout à fait analogues en réalisant une carence en fer au moment de l'induction.

Tableau 21

Réponse à l'induction par les jours courts en fonction de l'état de nutrition en bore pendant le traitement.
(L'induction est donnée par un éclairciment de 8 heures sur 24 heures)

Plantes utilisées	Durée de l'induction en jours	Conditions de nutrition en bore pendant l'induction	Nombre de plantes vivantes à la fin de la carence	Nombre de plantes ayant formé des boutons floraux après avoir été ramenées en jours longs depuis (en jours):							Nombre moyen de bourgeons formés par plante
				17	24	25	32	35	38	56	
<i>Bidens radiata</i>	4	avec bore en carence	5 7	5 3		5 5	5 5	5 5	5 5	5 5	≥ 10 2 ou 3
<i>Xanthium pennsylvanicum</i>	7	avec bore en carence	11 9	8 2		8 3	11 4	11 5	11 5		

Tableau 22

Réponse à la vernalisation en fonction de l'état de nutrition en bore pendant le traitement
(Vernalisation effectuée en journées de 8 heures aux températures de 8° pendant le jour, 4° pendant la nuit)

Plantes utilisées	N° du lot	Durée de la vernalisation en jours	Conditions de nutrition en bore pendant la vernalisation	Nombre de plantes vivantes à la fin de la carence	Nombre de plantes ayant formé des boutons floraux après avoir été ramenées à température normale depuis (en jours):								
					23	37	38	48	54	57	73	78	89
<i>Oenothera parviflora</i>	1	12	avec bore en carence	5 4		3 3				4 3	4 3	4 3	4 3
	2	26	avec bore en carence	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4	3 4
	3	50	avec bore en carence	4 6			1 1	1 2	2 2	2 2	2 2	2 2	2 2
<i>Scrofularia alata</i>	1	54	avec bore en carence	1 1						0 0	1 0	1 0	1 0
	2	55	avec bore en carence	3 8								1 3	2 4

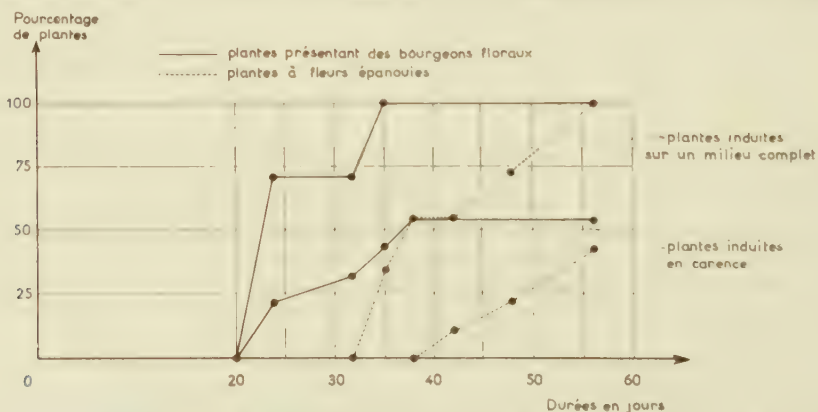


Figure 62 - Influence de la nutrition en bore sur le bourgeonnement et la floraison d'une plante de jours courts (*Xanthium pennsylvanicum*).

Sur le graphique, le temps 0 représente la fin de la période d'induction.

5/ Influence de la nutrition en bore sur la tumorigénèse.

Les expériences ont été conduites sur des plantules d'*Helianthus annuus* infectées par piqûres avec *Agrobacterium tumefaciens* (souche A6, que M. le Professeur Camus a eu l'obligeance de mettre à ma disposition).

a) Importance de l'alimentation en bore sur le développement des tumeurs.

Le tableau 23 montre que les plantes suffisamment bien carencées ne tumorigénisent jamais, et que, même lorsque la carence ne commence qu'au moment de l'infection, les tumeurs qui apparaissent se développent assez peu. Inversement (tableau 24 et 25) lorsque la carence est traitée (par apport de bore au milieu nutritif) assez tôt pour que la croissance reprenne, les tumeurs se développent et deviennent aussi ou même plus importantes que celles qui apparaissent sur les plantes qui n'ont jamais été carencées. Pour compléter ces observations, j'ai vérifié que si l'on rendait du bore, par injection d'une goutte de solution d'acide borique dans la tige de plantules primitivement carencées et infectées, les apex et les tumeurs reprenaient leur développement ; et le même résultat fut obtenu, bien que moins nettement, lorsque le bore était apporté par alimentation foliaire (dépôt de gouttes de solution d'acide borique sur une feuille ou trempage d'une feuille dans une solution d'acide borique). Le bore paraît donc indispensable au développement des tumeurs de crown gall.

Tableau 23

Tumorigénisation de plantules de Soleil, en fonction de l'intensité de la carence au moment de l'infection par *Agrobacterium tumefaciens*
(L'observation a été faite 20 jours après l'infection)

Temps de carence précédant l'infection, en jours	Nombre initial de plantes	% de plantes à apex nécrosés	% de plantes tumorigénisées	Etat des tumeurs
9	8	100	0	-
3	8	87	0	-
1	8	50	63	à peine visibles
témoins non carencés	4	0	100	très grosses

Tableau 24

Tumorigénisation de plantes carencées (*Helianthus annuus*) réapprovisionnées en bore après l'infection par *Agrobacterium tumefaciens*

- Les plantes ont été carencées 6 jours avant l'infection ;
- Le réapprovisionnement a été effectué en transportant les plantules sur un milieu contenant 4.10^{-7} g de bore par ml.
- L'observation a été faite 13 jours après l'infection.

Nombre de plantes en expérience	Nombre de jours de carence après l'infection	% de plantes à apex nécrosés	Aspect des tumeurs
8	1	0	Très grosses
8	3	0	Très grosses
8	5	100	A peine visibles
16	Témoins maintenus en carence	100	A peine visibles

Dans toutes ces expériences, cependant, on constatait que la carence en bore s'accompagnait d'un arrêt de la croissance des bourgeons et des tumeurs, et que le retour aux conditions normales de nutrition était suivi également de la reprise de la croissance de ces deux organes ; aussi pouvait-on se demander si le bore exerçait bien un effet direct sur le développement des tumeurs, ou si ce n'était pas plutôt l'activité des bourgeons qui jouait le rôle principal ; c'est pour éclaircir ce point particulier que furent réalisés les essais exposés à l'alinéa suivant.

Tableau 25

Poids sec moyen des tumeurs chez des plantules de Soleil carencées puis réapprovisionnées en bore peu de temps après l'infection par *Agrobacterium tumefaciens*

- Plantes mises en carence 7 jours avant l'infection ;
- Infection réalisée par deux piqûres par plante ;
- Milieu réapprovisionné en bore (4.10^{-1} g/ml) un jour après l'infection ;
- Symptômes de carence disparus 3 jours après l'infection ;
- Poids sec des tumeurs déterminé 16 jours après l'infection.

Poids sec des tumeurs en :	Plantes carencées pendant l'infection		Témoins maintenus sur milieu complet pendant l'infection	
	Tumeur supérieure	Tumeur inférieure	Tumeur supérieure	Tumeur inférieure
mg par plante	10,0	7,9	8,9	7,3
mg par g sec	26,0	20,4	21,3	18,7

b) Influences respectives de la nutrition en bore et de l'état des apex sur la tumorigénèse.

Quatre séries d'expériences ont été faites successivement sur des plantules d'*Helianthus annuus* infectées, par piqûres, d'*Agrobacterium tumefaciens*.

α - Ablation des bourgeons terminaux chez des plantes normalement alimentées en bore.

Les tumeurs obtenues dans ces conditions ne furent pas sensiblement plus petites que celles des témoins à apex non sectionnés ; mais ceci n'est guère probant car des bourgeons axillaires entrèrent en activité dès que le bourgeon terminal fut sectionné.

β - Remplacement des apex nécrosés de plantes carencées par des apex de plantes normales.

Sur tout un lot de plantes carencées et infectées, les apex nécrosés furent sectionnés au rasoir, et des apex prélevés sur des plantes normales furent déposés à leur place ; en raison de la carence, ces greffes ne prirent presque jamais, et il fallut tous les jours rafraîchir la section chez les plantes carencées et y déposer un nouveau bourgeon de plante normale. Il ne semble pas, en raison de leur très petite taille, que les bourgeons ainsi apportés aient pu céder à leur support carencé des quantités de bore appréciables ; ils provoquèrent pourtant une très légère stimulation de la tumorigénèse par rapport aux témoins carencés.

γ - Badigeonnage des piqûres d'infection, chez des plantes carencées, par une solution d'acide indolyl-acétique.

Ce traitement eut également une action légèrement stimulante sur la tumorigénèse.

δ - Badigeonnage des piqûres d'infection, chez des plantes carencées, par une solution diluée d'acide borique.

Ce dernier traitement favorisa très nettement la tumorigénèse ; et l'expérience fut d'autant plus intéressante que, dans ces conditions, les apex restèrent nécrosés et ne reprirent pas leur croissance : on observait ainsi l'action directe du bore sur la tumeur, alors que tout le reste de la plante restait carencé ; on remarque de plus (tableau 26) que lorsqu'une seule piqûre d'une plante infectée en plusieurs points subit ce traitement, c'est bien cette tumeur qui présente le développement maximum.

Tableau 26

Influence du bore sur la tumorigénèse (*Helianthus annuus*)

- Plantes mises en carence 8 jours avant l'infection ;
- Infection réalisée avec 3 piqûres par plante ;
- Dépôt quotidien, sur une seule piqûre, d'une goutte de solution d'acide borique contenant 1 γ de bore ;
- Dans ces conditions les apex restent nécrosés ;
- Poids sec des tumeurs déterminé 16 jours après l'infection.

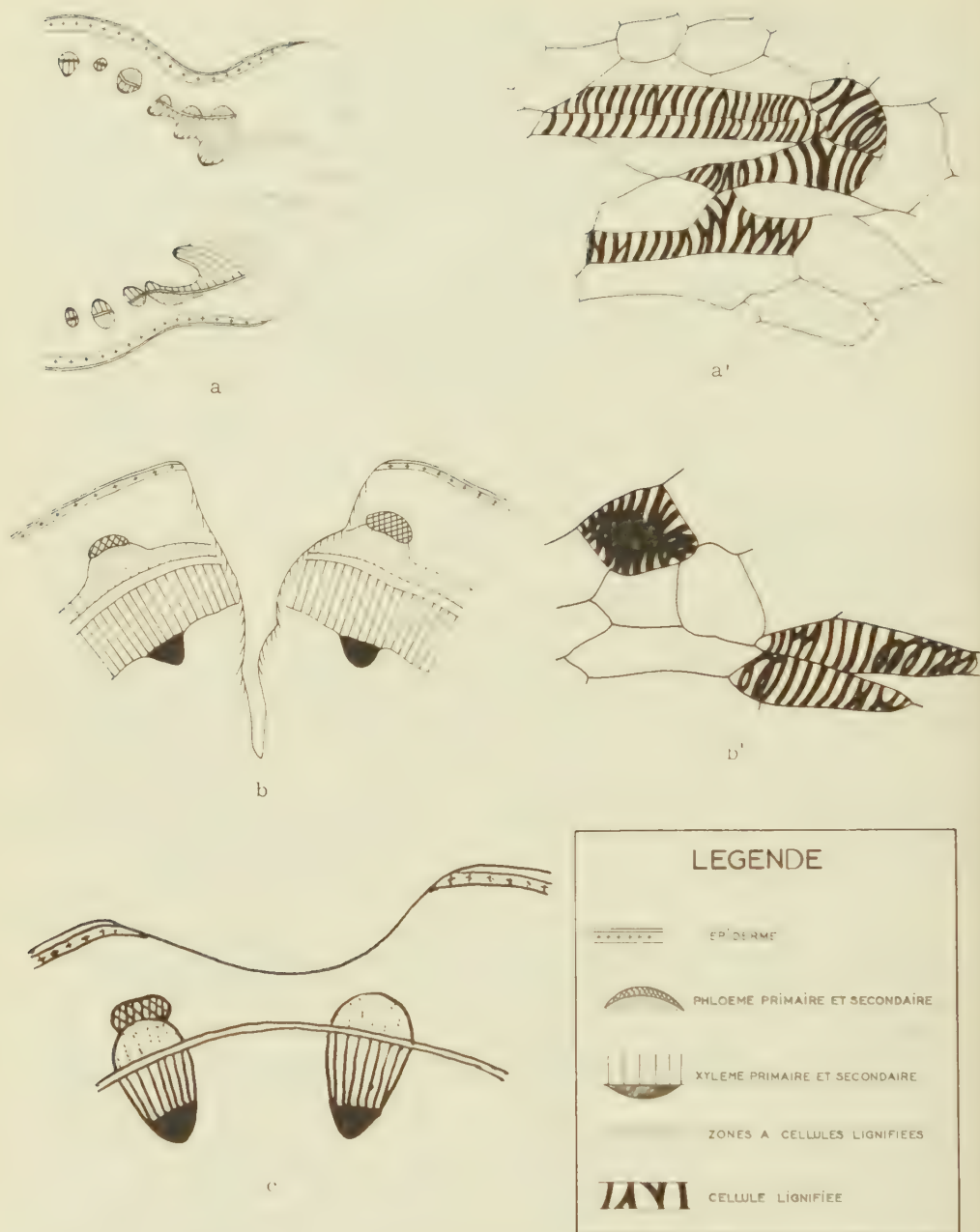
Tumeur recevant le bore	Poids sec moyen de tumeur par plante (en mg)			Poids sec moyen de tumeur par g sec de plante (en mg)		
	Tumeur inférieure	Tumeur moyenne	Tumeur supérieure	Tumeur inférieure	Tumeur moyenne	Tumeur supérieure
Inférieure	13,3	4,5	4,7	42,1	14,2	14,7
Moyenne	1,1	6,4	0,8	3,5	19,5	2,5
Témoins carencés non traités	0	0	0	0	0	0

En résumé, les apex, sans doute par l'intermédiaire des auxines qu'ils émettent, semblent avoir une action légèrement favorisante sur la tumorigénèse ; mais c'est bien le bore qui joue, directement, le rôle le plus important pour la croissance des tumeurs. Il reste à voir quelle peut être son influence sur leur initiation.

c) Influences respectives du bore sur l'initiation et le développement des tumeurs.

Trois lots de plantes furent utilisés ; le premier comprenait des plantes normales piquées et infectées, le second des plantes carencées et infectées, le troisième des plantes normales piquées stérilement. Des tumeurs n'apparaurent que sur les sujets du premier lot ; mais on fit une étude anatomique, sur les plantes des trois lots, au niveau des piqûres : les résultats sont indiqués sur la figure 63.

A la base des tumeurs de crown gall (fig. 63, a et a') se trouvent des cellules lignifiées, d'origine parenchymateuse, tout à fait caractéristiques de l'action d'*Agrobacterium tumefaciens* puisqu'on n'en rencontre pas chez les plantes cultivées sur milieu complet et piquées stérilement (fig. 63, c). Or, chez les plantes carencées et infectées (fig. 63, b, b'), malgré l'absence d'excroissances, de telles cellules apparaissent et elles sont tout à fait analogues aux précédentes, bien que moins nombreuses : on peut donc considérer que la



privation de bore n'empêche pas l'apparition des crown galls, mais qu'elle bloque simplement leur développement ultérieur en tumeurs proprement dites. Ces résultats, d'ailleurs conformes à ceux de Stonier (1954), montrent que les crown galls se comportent, vis-à-vis du bore, exactement comme les organes normaux des plantes, racines, tiges, feuilles et fleurs.

B - ANGIOSPERMES MONOCOTYLEDONES -

J'ai cherché, dans ces expériences, à mettre en évidence une éventuelle nécessité du bore chez les Monocotylédones en examinant si une carence en bore provoquait, chez les sujets étudiés, l'apparition de symptômes caractéristiques par rapport aux témoins cultivés sur milieu complet.

J'ai vérifié tout d'abord que les graminées (*Zea mays* et *Triticum vulgare*) étaient très résistantes à la carence en bore et qu'elles parvenaient à survivre plusieurs mois. Puis des expériences plus complètes furent conduites sur des Monocotylédones aquatiques (principalement *Lemna minor*) ; les cultures étant effectuées sur milieu "Homès modifié" dilué cinq fois, en éclaircissement continu, à 25°C environ, avec une concentration en bore dans le milieu de 4.10^{-8} g/ml pour les témoins. Tous les essais ont été réalisés sur des clones.

1/ Premiers essais de culture de Monocotylédones aquatiques.

a) Etude d'*Helodea crispa*.

Les cultures ont été réalisées à partir de bourgeons prélevés sur un même rameau : une dizaine d'entre eux furent cultivés sur milieu carencé, et autant sur milieu complet. Il a été complètement impossible de mettre en évidence une influence quelconque de la carence en bore : les boutures carencées ont formé en effet des racines, des tiges et des feuilles tout à fait comparables en aspect et en dimensions à celles des témoins cultivés sur milieu complet ; et, après plus de trois mois de culture dans ces conditions, les bourgeons et les pointes des racines des plantules carencées ne présentaient encore aucun signe particulier de nécrose.

b) Etude de *Ceratophyllum demersum*.

En raison de la lenteur avec laquelle il était possible de constituer un clone, les expériences furent conduites sur un nombre de sujets très restreint (six boutures sur milieu carencé et six sur milieu normal), si bien qu'il fut impossible de tester statistiquement la valeur des résultats. On a pu constater cependant que les plantules carencées mouraient en dix à vingt jours ; de plus, (tableau 27) leur vitesse de croissance pendant la survie était très réduite, et si les verticilles se formaient bien, ils ne parvenaient pas à s'individualiser : l'ensemble de la plantule restait en boule. Le bore peut donc être considéré nécessaire à la croissance de *Ceratophyllum demersum*.

2/ Influence de la nutrition en bore sur le développement de *Lemna minor*.

Ces *Lemna* sont constituées de frondes qui bourgeonnent continuellement de jeunes frondes, si bien que l'accroissement du nombre d'individus dans une population suit une loi géométrique ; les plantules ainsi bourgeonnées ne se détachent de la fronde mère que lorsqu'elles ont acquis un développement suffisant : aussi, dans les conditions de nutrition optimum, les *Lemna minor* apparaissent en réalité sous la forme de groupes de deux ou trois frondes reliées entre elles, bien développées, portant de jeunes bourgeons plus ou moins visibles, et, également, des racines (voir fig. 65 en haut). Nous observerons ce qui se passe sur milieu privé de bore, et les résultats des expériences sont indiqués dans le tableau 28 et les figures 64 et 65.

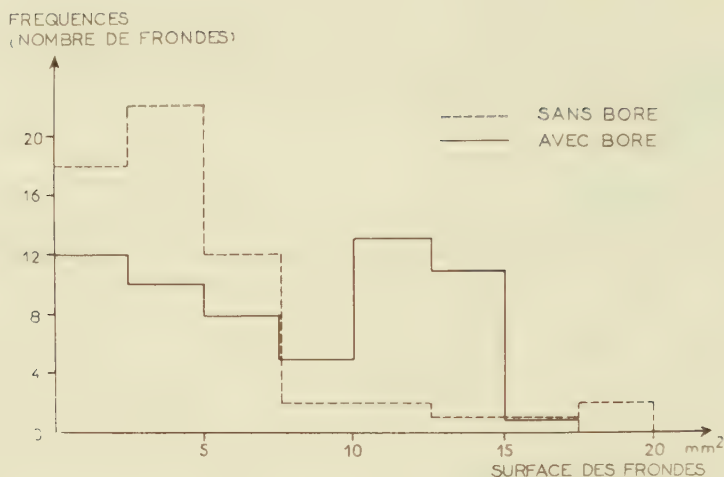


Figure 64 - Diagramme de fréquences pour la surface des frondes de *Lemna minor*.
 - Les frondes carencées n'ont jamais plus de 10 mm² de surface et les quelques valeurs supérieures trouvées correspondent aux frondes d'ensemencement.
 - Pour les plantes cultivées sur milieu complet, le graphique présente plusieurs sommets qui correspondent aux bourgeonnements successifs.



Figure 65 - Aspect des *Lemna minor* cultivées sur milieu complet (en haut) et privé de bore (en bas).

En l'absence de bore, les racines restent petites et sont crispées et nécrosées aux extrémités ; de plus, les frondes sont petites et elles se séparent très lentement donnant ainsi naissance à des groupes d'une dizaine de frondes reliées entre elles au lieu de 2 ou 3 chez les groupes de plantes cultivées sur milieu normal.

Tableau 27

Influence de la nutrition en bore sur le développement de
Ceratophyllum demersum

Nature des boutures	Durée de l'expérience (en jours)	Nombre de boutures en expérience	Teneur en bore du milieu	Nombre moyen de bourgeons formés par bouture	Allongement moyen de la plantule (en mm)	Nombre moyen de verticilles individualisés par bouture
Jeune bourgeon	16	3 3	0 $4 \cdot 10^{-8}$	- -	0,4 1,1	0,7 2
Verticille adulte	9	3 3	0 $4 \cdot 10^{-8}$	0,7 0,7	2,5 8,2	0 1,5

Tableau 28

Apparition et développement des organes de *Lemna minor*
en fonction de la teneur en bore du milieu

- Le bouturage a été fait à partir de frondes adultes dépourvues de bourgeons apparents et de racines ;
- L'expérience a duré 20 jours.

Teneur en bore du milieu	Etat des racines après 20 jours		Etat des frondes après 20 jours		
	Nombre moyen par fronde	Longueur moyenne pour une fronde (en mm)	Nombre moyen de frondes filles bourgeonnées par fronde initiale	Nombre moyen de frondes restées reliées dans un groupe	% de frondes de plus de 10 mm^2 de surface
0	0,5	5,2	41	7,9	13
$4 \cdot 10^{-8}$	0,5	14,4	37	2,8	42

Les plantules de *Lemna minor* sont sensiblement plus résistantes à la carence que celles de *Ceratophyllum demersum* : en particulier, vingt jours après le début de la privation de bore, toutes les frondes carencées sont encore vivantes ; mais elles présentent, dès ce moment, un certain nombre de modifications très caractéristiques par rapport aux individus normaux. Les racines, tout d'abord, restent petites et se nécrosent rapidement comme chez les Dicotylédones, mais leur initiation (appréciée par le nombre moyen de racines apparues par fronde) ne semble pas être influencée par la teneur en bore du milieu. Quant aux frondes proprement dites, leur initiation ne paraît pas dépendre beaucoup non plus de la nutrition en bore, puisqu'une fronde mère donne naissance à peu près au même nombre de frondes filles, au bout d'un temps déterminé, avec ou sans bore ; mais la croissance de ces frondes filles est très fortement diminuée en l'absence de bore, et surtout leur séparation ne se fait plus que très lentement, donnant ainsi naissance à des groupes de sept ou huit frondes réunies entre elles en moyenne (et jusqu'à 17 dans certains cas), au lieu de 2 ou 3 pour les plantes cultivées sur milieu normal ; ce résultat est en bon accord avec ceux de Steinberg (1946).

II - ETUDE DES CRYPTOGRAMES

Les cultures ont été faites, rappelons-le, de façon différente selon qu'il s'agissait de Champignons ou de Cryptogames chlorophylliennes flottantes ou fixées (voir Techniques, I B 2 et I B 3, p. 22).

A - CULTURES DE CHAMPIGNONS -

Les recherches ont été conduites sur *Penicillium digitatum* cultivé en conditions stériles (Techniques, I B 3, p. 25), dans des flacons de verre kavalier, à partir de spores fournies par le Dr Phan. Plusieurs essais, de durées différentes, ont été effectués en prélevant, rinçant, desséchant puis pesant les voiles obtenus à la surface de solutions nutritives à teneurs en bore variables. Lorsque les prélèvements sont effectués en cours de croissance, il est impossible de mettre en évidence une influence significative de la carence en bore sur la masse des voiles. Par contre, lorsque l'expérience est poursuivie suffisamment longtemps, le poids moyen des voiles de champignons cultivés sur milieu sans bore peut devenir significativement inférieur au poids moyen des voiles cultivés sur tous les autres milieux (cf. tableau 29 et 30). Il paraît donc probable que le bore soit un élément utile au développement de *Penicillium digitatum*. Mais rien ne nous permet encore de savoir s'il est indispensable, car, même sur le milieu privé de bore, la croissance a été importante, aucune culture n'a montré de signes de nécrose et les spores obtenues se sont révélées fertiles. En ce qui concerne l'optimum de la teneur en bore du milieu, il semble, d'après les valeurs de moyennes de

Tableau 29

Poids secs des voiles de *Penicillium digitatum* obtenus sur 100 ml de milieu nutritif, en fonction de la teneur en bore du milieu
(Durée de la culture : 40 jours)

Numéros des lots	Teneur en bore du milieu (g/ml)	Nombre de flacons par lot	Poids sec moyen de voile par flacon (en g)	Ecart-type de la moyenne
1	0	11	0,254	0,0208
2	$5 \cdot 10^{-9}$	10	0,299	0,0203
3	$5 \cdot 10^{-8}$	10	0,306	0,0212
4	$5 \cdot 10^{-7}$	6	0,290	0,0401

Tableau 30

Analyse statistique par le test t des résultats du tableau 29

lots comparés deux à deux	degrés de liberté	valeurs de t obtenues	valeurs de $t_{0,05}$ théoriques	valeurs de $t_{0,01}$ théoriques	degré de certitude
1 et 2	19	5,00	2,09	2,86	significatif 0,01
1 et 3	19	5,63	2,09	2,86	significatif 0,01
1 et 4	15	2,135	2,13	2,95	significatif 0,05
2 et 3	18	0,72	2,10	2,88	non significatif
2 et 4	14	0,62	2,14	2,98	non significatif
3 et 4	14	1,05	2,14	2,98	non significatif

poids obtenues, qu'il soit voisin de $5 \cdot 10^{-8}$ g/ml ; mais l'analyse statistique (tableau 30) nous montre que les différences constatées entre les lots 2, 3 et 4 ne sont pas significatives, aussi doit-on considérer qu'il n'y a pas chez *Penicillium digitatum* d'optimum de teneur à proprement parler, mais plutôt une zone optimale qui s'étend au moins de $5 \cdot 10^{-9}$ à $5 \cdot 10^{-7}$ g/ml ; il est d'ailleurs vraisemblable, étant donné le brusque accroissement de l'écart-type pour le quatrième lot, alors qu'il était jusque là remarquablement constant, que l'on approche, à la dose de $5 \cdot 10^{-7}$ g/ml, des concentrations en bore excessives dans le milieu : il est courant en effet qu'une augmentation de la variabilité des résultats traduise l'apparition de conditions défavorables.

B - CULTURES D'HEPATIQUES -

Les cultures ont été faites simultanément sur deux espèces d'Hépatiques : *Marchantia polymorpha* et *Riccia fluitans*.

1/ Cultures de *Marchantia polymorpha*.

Des disques de *Marchantia polymorpha* ont été découpés à l'emporte-pièce dans un thalle de végétal prélevé sur son milieu naturel (cour pavée) ; ces disques ont été déposés, grâce à un filet, à la surface d'un milieu nutritif standard non dilué de pH 7, contenant selon les cas 0 ou $2 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore ; et la culture a été effectuée dans les conditions décrites au chapitre "Techniques" (§ I B 2 b, p. 23).

De jeunes plantules sont apparues, par bourgeonnement, le long des disques, et, quarante jours après le début de la culture, on les a dénombrées et l'on a mesuré leur surface. Les résultats, indiqués dans le tableau 31 montrent que le bore se révèle nettement toxique, à la concentration employée, pour *Marchantia polymorpha*, et que la carence paraît au contraire favoriser la croissance de ce végétal.

Tableau 31

Influence de la teneur en bore du milieu sur le développement de *Marchantia polymorpha*.

- Boutures effectuées sous la forme de disques de 6 mm de diamètre découpés dans le thalle.
- Culture réalisée sur un filet tendu à la surface du milieu nutritif.
- Nouvelles plantules bourgeonnant à partir des bords du disque.

Durée de la culture, en jours	Teneur en bore du milieu	Nombre de boutures en expérience	Nombre moyen de plantules bourgeonnées par disque	Surface moyenne de plantules bourgeonnées par disque (en mm ²)
40	$2 \cdot 10^{-7}$	16	1,6	3,7
	0	8	1,5	10,2

2/ Cultures de *Riccia fluitans*.

Ces petites Hépatiques flottantes croissent en se ramifiant de façon régulière (fig. 66) et l'on peut les bouturer facilement en morcelant le thalle. Deux cultures ont été faites sur le milieu dilué à pH 7 ; nous les examinons successivement.

a) Première culture.

Les boutures faisaient partie d'un clône élevé, avant l'expérience, sur l'eau courante de la ville. Au moment de l'expérience, ces cultures furent transportées sur des milieux à concentrations en bore de $4 \cdot 10^{-8}$ (témoins) ou 0 (milieu carencé), à raison de 22 boutures ayant des ramifications (1) et (2) dans chaque lot. Le test t a montré que ces deux lots pouvaient être considérés au départ comme faisant partie d'une même population homogène car on a trouvé entre eux $t = 0,13$ pour les ramifications (1), et, pour les ramifications (2), $t = 1,5$. Par ailleurs des plantules de Soleil, utilisées comme test de la pureté en bore du milieu carencé, ont montré, après quelques jours seulement de culture sur ce milieu, des symptômes de carence extrêmement nets. Les résultats, en ce qui concerne, pour les *Riccia*, les longueurs et les nombres de ramifications (1), (2), (3) et (4) sur ces deux milieux sont indiqués dans le tableau 32. La teneur en bore du milieu

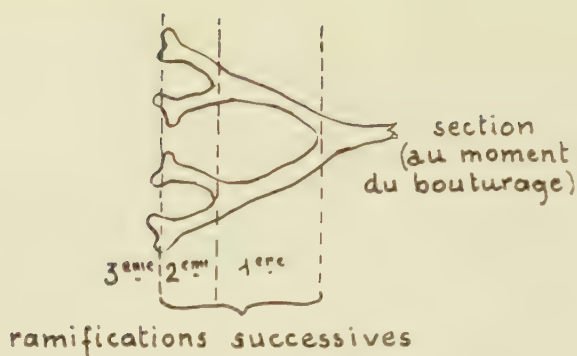


Figure 66 - Aspect d'une bouture de *Riccia fluitans* en cours de développement. La numérotation des ramifications indiquée ici correspond à celle utilisée dans le texte.

n'influence manifestement pas l'apparition des ramifications ; mais on remarque que sur le milieu carencé les ramifications sont toujours un peu plus longues que sur le milieu complet, si bien que le bore, à la concentration de $4 \cdot 10^{-8}$ g/ml, apparaît encore légèrement toxique. L'analyse statistique de ces résultats de croissance (tableau 33) montre que les différences, non significatives pour les ramifications (1) et (2), deviennent presque significatives pour la ramification (3), et le sont très nettement pour la ramification (4) ; cela indique que l'effet de la carence en bore n'est pas immédiat : il ne se manifeste que dans les zones qui sont suffisamment éloignées des tissus riches en bore de la bouture ; et le bore apparaît ainsi comme beaucoup plus mobile, chez cette Cryptogame, qu'il ne l'est chez les plantes supérieures.

Tableau 32

Apparition et développement des ramifications successives de *Riccia fluitans* en fonction de la teneur en bore du milieu

- Les mesures ont été faites, au microscope, 11 jours après le repiquage ;
- Il restait alors 17 plantules vivantes chez les témoins et 15 chez les carencées.

Ramifications par plante	Teneur en bore du milieu							
	$4 \cdot 10^{-8}$ g/ml				0			
Numéros	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
Nombre moyen obtenu	2	4	7,88	10,23	2	4	7,73	9,87
Nombre maximum possible	2	4	8	16	2	4	8	16
% apparues	100	100	99	64	100	100	97	62
Longueur moyenne (en mm)	2,69	3,42	2,57	0,74	3,03	3,47	2,83	1,05

Tableau 33

Analyse statistique (test t) concernant les longueurs de ramifications obtenues avec et sans bore chez *Riccia fluitans*

Voir les résultats expérimentaux au tableau 32.

Ramification	Degrés de liberté	t expérience (avec ou sans B)	$t_{0,05}$	$t_{0,01}$	degré de signification
(1)	62	1,26	2,01	2,68	non significatif
(2)	126	0,43	1,98	2,63	non significatif
(3)	248	1,88	1,98	2,63	presque significatif
(4)	320	3,68	1,98	2,63	significatif 0,01

b) Deuxième culture.

L'expérience précédente ayant montré que le bore, à supposer qu'il fût nécessaire à *Riccia fluitans*, l'était alors en quantités très faibles, un nouvel essai fut entrepris dans des conditions différentes : appauvrissement préalable des boutures, utilisation d'une gamme de milieux de concentrations en bore différentes, épuisement progressif du bore contenu dans ces milieux par les cultures elles-mêmes.

L'appauvrissement des boutures fut réalisé lors d'une expérience préliminaire en repiquant sur un milieu sans bore de petits fragments formés par une seule ramification, en laissant ces plantules se développer jusqu'au stade "4 ramifications" (10 jours), et en prélevant alors, comme boutures pour les expériences définitives, des fragments constitués par la plus jeune de ces ramifications. Ces boutures ont été repiquées sur trois milieux différents obtenus à partir d'un même milieu "sans bore" aussi bien purifié que possible : milieu A (sans bore), milieu B (sans bore + 0,01 γ de bore par litre) et milieu C (sans bore + 1 γ de bore par litre) ; dans chaque cas, quatorze boutures ont été repiquées sur 10 ml de ces différents milieux, et l'on n'a pas renouvelé ces milieux au cours de la culture. Dans ces conditions, mêmes s'il restait un peu de bore de contamination dans le milieu A "sans bore", les plantules elles-mêmes devaient l'épuiser plus rapidement que dans les milieux B et C : aussi, si le bore est réellement nécessaire aux *Riccia* des symptômes de carence, ou au moins un ralentissement de la croissance, devaient s'observer d'abord dans le milieu A, et ensuite dans les milieux B et C.

On vérifia tout d'abord que les trois lots de boutures repiquées dans les milieux A, B et C, pouvaient être considérés comme faisant partie d'une même population homogène ; on trouva, en effet, au début de l'expérience, pour les ramifications (1) qui étaient alors les seules développées, les valeurs de t suivantes : $t_{AB} = 0,64$; $t_{AC} = 0,62$; $t_{BC} = 1,12$. Les résultats obtenus quant aux nombres et aux longueurs moyennes des ramifications successives, après douze jours de culture, ont été rassemblés dans les tableaux 34 et 35 : il restait alors huit plantes vivantes dans le lot A, onze dans le lot B et neuf dans le lot C.

Nous constatons que l'influence du bore sur l'initiation des ramifications n'est pas très considérable : il y a tout au plus une légère stimulation dans les milieux les moins concentrés ; par contre son influence sur l'allongement de ces ramifications est plus sensible, nous l'étudierons en détail.

Notons tout d'abord qu'il n'y a jamais de différences significatives entre les lots A et B quelles que soient les ramifications envisagées : ceci signifie que les deux milieux A et B peuvent être considérés comme à peu près iden-

tiques du point de vue de leur teneur en bore ; c'est-à-dire que la teneur en bore de contamination du milieu "sans bore" est nettement supérieure à 10^{-11} : ceci confirme ce que nous avons indiqué dans le chapitre réservé aux techniques (§ I B 4 c p. 26). Par ailleurs, on remarque, au début de la culture (ramifications (1) et (2)), que l'allongement est significativement plus petit dans le lot C que dans les deux autres lots, et la concentration de 10^{-9} peut alors être considérée comme légèrement toxique ; mais, la culture se pro-

Tableau 34

Apparition et développement des ramifications chez *Riccia fluitans* en relation avec la nutrition en bore

Ramifications (par plante)	Lots de plantes											
	A				B				C			
Numéros	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
Nombre moyen mesuré	1,87	3,75	7,12	6,25	2	4	7,81	7,81	1,89	3,34	5,11	4,89
Nombre maximum	2	4	8	16	2	4	8	16	2	4	8	16
% apparues	93	94	89	39	100	100	98	49	94	83	64	31
Longueur moy. (en mm)	9,16	8,72	4,54	0,59	9,88	9,17	4,12	0,63	7,12	6,29	3,75	1,15

Tableau 35

Analyse statistique (test t) du degré de signification des résultats obtenus sur les longueurs des ramifications de *Riccia fluitans* (résultats expérimentaux : voir tableau 34)

Ramifications	lots comparés	degrés liberté	t expé- rience	$t_{0,05}$	$t_{0,01}$	Degré de signification
(1)	A et B	35	1,01	2,03	2,72	non significatif
	B et C	37	3,80	2,03	2,72	significatif seuil 0,01
	A et C	30	2,52	2,04	2,75	significatif seuil 0,05
(2)	A et B	72	0,56	2,00	2,66	non significatif
	B et C	72	3,56	2,00	2,66	significatif seuil 0,01
	A et C	58	2,41	2,01	2,67	significatif seuil 0,05
(3)	A et B	141	0,82	1,98	2,63	non significatif
	B et C	130	0,69	1,98	2,63	non significatif
	A et C	101	1,09	1,98	2,63	non significatif
(4)	A et B	134	0,29	1,98	2,63	non significatif
	B et C	136	2,56	1,98	2,63	significatif seuil 0,05
	A et C	100	2,25	1,98	2,63	significatif seuil 0,05

longeant, il arrive un moment où les différences cessent d'être significatives (ramifications 3) puis où elles s'inversent (ramifications 4), et c'est alors le milieu C qui se révèle le plus favorable au développement des *Riccia*. Ceci peut s'interpréter en considérant que les cultures, épuisant peu à peu le bore dans leurs milieux respectifs, ont ajusté la concentration du bore dans le milieu C à une valeur paraoptimale, et abaissé celle des milieux A et B au niveau de la carence.

En résumé, il paraît probable que le bore est utile au développement de *Riccia fluitans*, mais il l'est alors à doses très faibles, et des concentrations voisines de 10^{-8} sont déjà nettement toxiques. La méthode d'épuisement du milieu, qui a été utilisée ici, ne permet pas de déterminer l'optimum de concentration en bore dans le milieu pour cette espèce : tout au plus peut-on dire qu'il est certainement inférieur à 10^{-9} g/ml de bore.

C - CULTURES DE MOUSSES -

Une seule espèce (*Hypnum elodes*) a été étudiée ; les cultures ont été effectuées à partir de boutures prélevées sur la même plante ; et la solution nutritive utilisée a été la solution standard, diluée cinq fois, et amenée au pH 5,5 qu'un essai préliminaire avait montré être le pH optimum. Deux concentrations de bore ont été utilisées (0 et $4 \cdot 10^{-8}$ g/ml), et, dans ces conditions, les boutures se sont allongées et ont développé des bourgeons latéraux. Deux cultures ont été réalisées successivement ; les résultats sont décrits dans le tableau 36. Les différences observées ne sont pas très importantes et l'analyse statistique a montré qu'elles n'étaient pas significatives ($t = 0,16$ pour la première culture et $0,63$ pour la seconde, en ce qui concerne les allongements). Il n'a pas été possible, comme avec *Riccia*, de réaliser un épuisement préalable des boutures : la solution nutritive en effet n'était pas très bien adaptée aux *Hypnum* qui cessaient toute croissance après une trentaine de jours. Quoi qu'il en soit les besoins en bore d'*Hypnum elodes*, s'ils existent, semblent faibles et en tout cas inférieurs à ceux des Angiospermes.

Tableau 36

Développement de boutures d'*Hypnum elodes* en relation avec la teneur en bore du milieu

On appelle "longueur totale" d'une plantule la somme des longueurs de l'axe principal et des rameaux latéraux.

Numéro de la culture	Durée de la culture (jours)	Teneur en bore du milieu (g/ml)	Nombre de plantes	Etat des plantules			
				au repiquage		après la culture	
				longueur moyenne (en mm)	Nombre moyen de ramifications	longueur totale moyenne (mm)	Nombre moyen de ramifications
(1)	16	$4 \cdot 10^{-8}$	14	16,2	0	27,1	2,21
		0	14	16,3	0	27,6	2,14
(2)	19	$4 \cdot 10^{-8}$	10	14,6	0	38,6	3,30
		0	10	15,2	0	34,6	2,40

D - CULTURES DE SELAGINELLES -

Deux cultures ont été réalisées avec un clône formé de boutures prélevées sur une même plante de *Selaginella uncinata*. Ces cultures ont été réalisées en journées de dix heures, sur le milieu standard non dilué, normal ($4 \cdot 10^{-7}$ g/ml de bore) ou privé de bore. Les résultats sont décrits dans le tableau 37.

La teneur en bore du milieu n'a manifestement pas influencé l'allongement des boutures ; par contre, la carence s'est révélée défavorable à leur enracinement.

Tableau 37

Influence de la teneur en bore du milieu
sur le développement de *Selaginella uncinata*

- L'observation a été faite après 20 jours de culture.
- Il y avait 8 plantes dans chacun des 4 lots.

Numéro de l'essai	Teneur en bore du milieu	Longueur moyenne des boutures (mm)		Pourcentage de boutures enracinées
		au repiquage	après la culture	
(1)	4.10^{-7} g/ml	65,7	102,0	71 %
	0	63,5	98,0	25 %
(2)	4.10^{-7} g/ml	50,2	66,5	100 %
	0	49,6	66,9	29 %

E - CULTURES DE FOUGERES -

Les essais ont été conduits sur deux espèces aquatiques : une Fougère fixée, *Marsilia quadrifolia*, et une Fougère flottante, *Azolla filiculoides*.

1/ Cultures de *Marsilia quadrifolia*.

Le milieu standard, non dilué, employé pour ces cultures, s'est révélé particulièrement mal adapté ; et, aussi bien sur le milieu normal (2.10^{-7} g/ml de bore) que sur la solution privée de bore, toutes les plantules sont mortes en une vingtaine de jours. On a pu constater cependant que certaines des plantes cultivées sur milieu normal avaient eu le temps, avant de mourir, de développer de nouvelles racines, alors qu'il n'en apparaissait jamais chez les sujets carencés.

2/ Cultures d'*Azolla filiculoides*.

Quatre cultures ont été réalisées à partir d'un clône (obtenu par prélèvements successifs des ramifications d'une même plantule initiale) : deux d'entre elles (cultures 3 et 3') ont été effectuées en même temps, dans les mêmes conditions de climat. La solution nutritive utilisée (milieu standard dilué 5 fois et ajusté à des pH variables selon les essais : 6, 7 ou 8) était très satisfaisante et elle a permis un développement abondant des boutures. Les tableaux 38 et 39 montrent quelle a été l'influence de la teneur en bore du milieu (0 ou 4.10^{-8} g/ml) sur l'initiation et la croissance des organes : sans effet apparent sur le premier phénomène (tableau 38) le bore paraît très légèrement favorisant sur le second (tableau 39) ; mais l'analyse statistique de ces résultats ne fait rien apparaître de significatif ; et d'ailleurs, étant donnée la forme même des plantules (fig. 67 a), les lots obtenus par morcellement sont très hétérogènes quant à la longueur et au nombre de feuilles des boutures, et les variances sont très élevées.

Aussi ai-je complété ces données en utilisant un critère soumis à des variations moins importantes : j'ai choisi pour cela la surface, mesurée au microscope, des deux feuilles adultes qui enveloppent le bourgeon terminal à l'extrémité des ramifications ; ce sont des feuilles bien définies en position (fig. 67 b), de même âge chez toutes les plantules étudiées, et qui sont apparues et ont fait leur développement sur le milieu nutritif expérimental utilisé. Ces mesures, faites à l'occasion des essais 2, 3 et 3' seulement, sont décrites et critiquées dans les tableaux 40 et 41.

Tableau 38

Influence de la teneur en bore du milieu sur l'apparition
des organes chez *Azolla filiculoides*.

- Les cultures successives ont été faites dans les conditions suivantes :
. Essai n° 1, pH 7; 12 jours de culture; 24 boutures en expérience dans chaque lot
. Essai n° 2, pH 7; 7 " " " ; 15 " " " " "
. Essai n° 3, pH 6; 13 " " " ; 10 " " " " "
. Essai n° 3', pH 8; 13 " " " ; 9 " " " " "
- Les essais 3 et 3' ont été faits en même temps et dans les mêmes conditions de climat.
- L'état A correspond à l'état des plantules au moment du repiquage ; B, après la culture.
- Les valeurs indiquées correspondent aux moyennes par bouture.

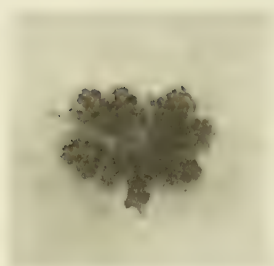
Essais	Nombre de feuilles			Nombre de ramifications			Nombre de racines	
	Etat A	Etat B	Rap- port $\frac{B}{A}$	Etat A	Etat B	Rap- port $\frac{B}{A}$	Etat A	Etat B
1 { bore carence	12,5 11,9	42,8 36,3	3,4 2,8	1,5 1,4	4,9 3,3	3,3 2,4	0 0	2,4 2,6
2 { bore carence	21,9 27	54,5 55,3	2,5 2,05	1,2 1,5	3,6 4,8	3,0 3,2	0 0	2,5 2,9
3 { bore carence	18,9 19,2	36,6 37,0	1,9 1,9	1,8 1,7	4,8 4,4	2,7 2,6	- -	- -
3' { bore carence	24,2 17,9	39,1 34,0	1,6 1,9	2,45 1,9	5,1 3,9	2,1 2,05	- -	- -

Tableau 39

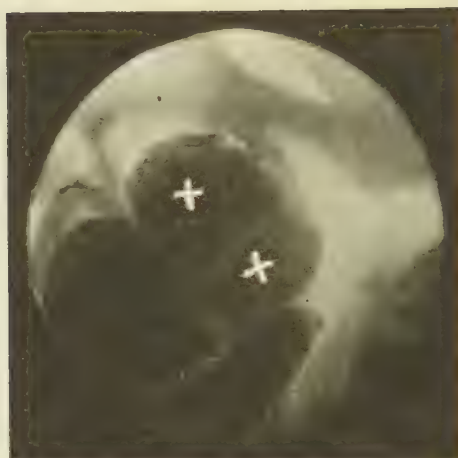
Influence de la teneur en bore du milieu sur la croissance
des organes chez *Azolla filiculoides*

- Mêmes remarques préliminaires que dans le tableau 38.
- "Longueur totale" signifie somme des longueurs de l'axe principal et des ramifications.

Essais	Longueur totale de la plantule (en mm)			Longueur totale des racines (en mm)	
	Etat A	Etat B	Rapport $\frac{B}{A}$	Etat A	Etat B
1 { bore carence	3,07 2,87	6,14 5,44	2,0 1,9	0 0	23,6 27,8
2 { bore carence	3,60 4,11	7,71 7,88	2,1 1,9	0 0	34,4 32,3
3 { bore carence	4,41 4,12	9,51 8,58	2,15 2,1	- -	- -
3' { bore carence	5,5 4,73	11,03 8,72	2,0 1,8	- -	- -



a



b

Figure 67 - Plantules d'*Azolla filiculoides*.

a) photographie d'ensemble (grandissement : 3). La forme très découpée de cette plantule ne permet pas de faire, par morcellement, des lots bien homogènes

b) photographie de l'extrémité d'une ramification (grandissement 50) : les feuilles marquées d'une croix sont celles dont on a mesuré la surface (voir tableau 40).

Tableau 40

Surface des feuilles subterminales de *Azolla filiculoides*
en fonction de la teneur en bore du milieu

Les surfaces sont indiquées en millièmes de mm².

Essais n°	Durée de la culture (en jours)	pH	Teneur en bore du milieu	Nombre de feuilles mesurées	Surface des feuilles	
					Moyenne	Ecart type
2	7	7	4.10 ⁻⁸ g/ml	60	182,8	44,5
			0	62	162,0	47,2
3	13	6	4.10 ⁻⁸ g/ml	34	165,7	46,8
			0	38	140,2	43,3
3'	13	8	4.10 ⁻⁸ g/ml	36	155,3	36,8
			0	36	148,6	44,1

Dans tous les cas, les feuilles des plantes cultivées sur milieu complet sont un peu plus grandes, en moyenne, que celles des plantes cultivées sur milieux sans bore ; et l'analyse statistique montre que dans deux cas (pH 6 et pH 7) ces différences sont significatives au seuil de probabilité 0,05.

Il semble ainsi que les pH alcalins jouent un rôle défavorable sur la croissance des *Azolla filiculoides*, introduisant un facteur limitant qui ne permet plus de mettre en évidence l'effet de la carence en bore. Toutefois, en comparant les témoins cultivés sur milieu complet (en même temps et dans les mêmes conditions) des essais 3 et 3' (dernière ligne du tableau 41) on constate que la différence de pH du milieu n'a pas d'effet significatif sur la croissance des feuilles.

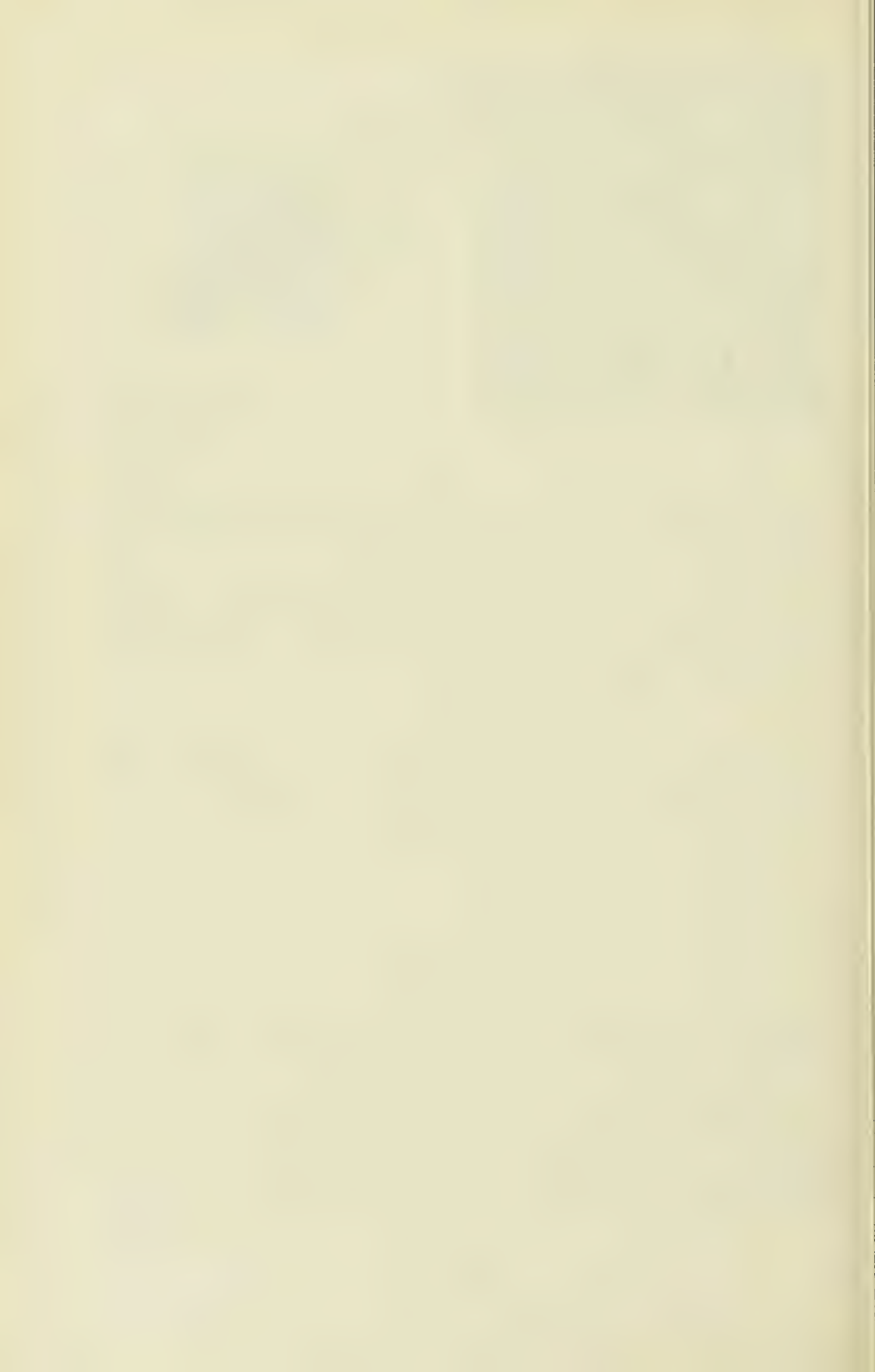
Tableau 41

Analyse statistique du degré de signification
des résultats du tableau 40

Lots comparés			Nombre de degrés de liberté	Valeur de t (expé- rience)	Valeur de t théorique		Degré de signification
N°	pH	Teneur en B du milieu			seuil 0,05	seuil 0,01	
2	7	0 et $4 \cdot 10^{-8}$ g/ml	120	2,48	1,98	2,63	significatif (seuil 0,05)
3	6	0 et $4 \cdot 10^{-8}$ g/ml	70	2,40	2,01	2,68	significatif (seuil 0,05)
3'	8	0 et $4 \cdot 10^{-8}$ g/ml	70	0,70	2,01	2,68	non significatif
3 et 3'	6 et 8	$4 \cdot 10^{-8}$ g/ml	68	1,03	2,01	2,68	non significatif

L'influence du pH (entre 6 et 8) est donc possible, mais hypothétique ; il est, par contre, extrêmement probable que la présence de bore dans le milieu ($4 \cdot 10^{-8}$ g/ml) exerce un effet favorisant.

En résumé, nous n'avons jamais pu constater que le bore était indispensable aux Cryptogames comme il l'était aux Phanérogames ; il semble cependant, dans la plupart des cas étudiés (Champignons, Hépatiques, Sélaginelles, Fougères) qu'il doive être considéré au moins comme un élément favorisant la croissance.



CHAPITRE III

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE THÉORIES CLASSIQUES SUR LES FONCTIONS DU BORE

L'interprétation des résultats expérimentaux en fonction des différentes théories proposées par les auteurs antérieurs sera tentée dans les conclusions générales. Au cours de ce chapitre III, nous chercherons simplement, en admettant successivement deux de ces théories comme hypothèses de travail, à obtenir de nouveaux résultats utilisables dans la discussion.

A - METABOLISME DU MESOINOSITOL

Le bore, nous l'avons vu (Historique II A 2 p.10) exerce une certaine influence sur le métabolisme du mésoinositol chez les microorganismes ; nous chercherons ici à voir s'il est possible, chez des plantes supérieures privées de bore, de diminuer, par un apport de mésoinositol, l'intensité ou la vitesse d'apparition des symptômes de carence.

1/ Apport de mésoinositol à la solution nutritive.

La carence se manifestant en particulier par une réduction de la durée de vie, l'arrêt du développement des racines et l'initiation de nombreuses ébauches de racines dans les hypocotyles (voir chapitre II pp. 79 et 92) nous étudierons l'influence d'un approvisionnement en mésoinositol sur l'apparition de ces phénomènes.

a) Durée de vie et développement des racines.

Des plantules de Radis ont été cultivées (après section des racines) sur milieu complet, et sur milieu carencé sans mésoinositol ou en contenant diverses doses (10^{-5} , 10^{-4} et 10^{-3} g/ml) ; chaque lot comportait 100 à 200 plantules.

Les résultats sont rassemblés sur la figure 68 et le tableau 42.

Pour les plantules cultivées sur milieu complet, à l'exception de quelques individus qui n'ont pas supporté l'ablation des racines et qui sont morts presque immédiatement, il n'y a pas eu de pertes, et il est apparu de nouvelles racines qui se sont développées normalement. Les plantules carencées, au contraire, sont mortes assez rapidement ; un petit nombre d'entre elles, seulement, ont développé de nouvelles racines et la croissance de ces dernières a toujours été très limitée. On constate que la présence de mésoinositol n'a pas sensiblement modifié l'aspect de ces symptômes caractéristiques de carence en bore, si ce n'est en augmentant légèrement la durée de vie de quelques plantules (10 % environ), et, plus légèrement encore, le pourcentage de plantes qui ont reformé des racines (de 7,6 à 10,3) ; de plus, ces racines n'ont pratiquement jamais poursuivi leur développement.



Fig.68 - Action du mésoinositol sur la durée de vie de plantules de *Raphanus sativus* carencées en bore.

- La présence de mésoinositol ne modifie que très légèrement, et en fin de culture seulement, la courbe caractéristique des populations carencées en bore.

Tableau 42

Développement des racines de *Raphanus sativus* en fonction de la teneur du milieu en bore et en mésoinositol

(Les racines de ces plantules avaient été sectionnées au début de l'expérience).

Caractéristiques du milieu		Longueur des racines formées	Pourcentage de plantes ayant formé des racines après		
Bore	Mésoinositol		21 jours	26 jours	35 jours
0	0	# 1 mm ≥ 10 mm	4,7 0	7,6 0	7,6 0
10 ⁻⁶ g/ml	0	# 1 mm ≥ 10 mm	81 0	95 64	97 92
0	10 ⁻⁵ g/ml	# 1 mm ≥ 10 mm	4,5 0	5,4 0,9	5,4 1,8
0	10 ⁻⁴ g/ml	# 1 mm ≥ 10 mm	6,6 0	9,1 0	9,9 0
0	10 ⁻³ g/ml	# 1 mm ≥ 10 mm	7,7 0	9,4 0	10,3 0

b) Initiation des racines.

De jeunes plantules de Radis ont été repiquées sur des milieux plus ou moins riches en bore, et contenant, ou non, du mésoinositol (10⁻⁴ g/ml). Après douze jours de culture, ces plantules ont été éclaircies selon la méthode décrite par Guillot (1960) et l'on a procédé au dénombrement des ébauches initiées dans l'hypocotyle. La figure 69 résume les résultats obtenus.

La présence de mésoinositol n'a manifestement rien changé à la rhizogénèse dans tous les cas où le milieu présente une teneur en bore égale ou supérieure à 0,7.10⁻⁹ g/ml. Une analyse statistique a porté sur les ré-

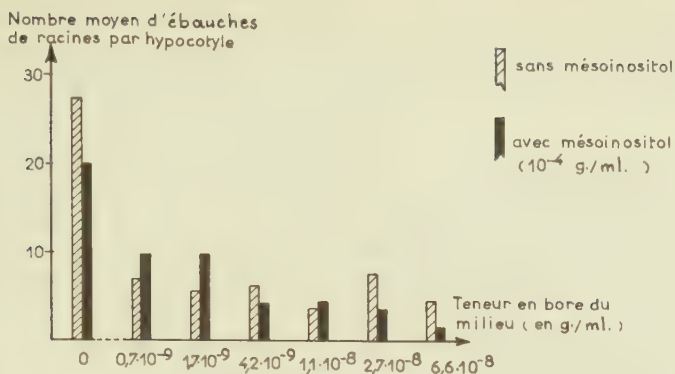


Fig. 69 - Action du mésoinositol sur l'apparition des ébauches de racines dans l'hypocotyle de *Raphanus sativus* ;
Les différences, avec et sans mésoinositol, ne sont jamais très importantes.

sultats obtenus avec le milieu le mieux carencé (0 sur la fig. 69) pour apprécier le degré de signification de la différence observée par rapport au témoin sans mésoinositol : on a trouvé $t = 2,09$, ce qui est tout juste significatif au seuil 0,05. Mais l'expérience refaite deux fois (lors d'une carence débutante puis d'une carence sévère) n'a plus montré de différence significative, quant au nombre moyen d'ébauches de racines formées par plantule, entre les milieux contenant ou non du mésoinositol en l'absence de bore.

2/ Injection de mésoinositol dans les tiges.

Il n'était pas impossible, lors des essais précédents, que la faiblesse des effets du mésoinositol n'ait été due qu'à une mauvaise absorption de ce corps par les plantules. Aussi une nouvelle expérience a-t-elle été réalisée,

Tableau 43

Nécrose des apex d'*Helianthus annuus* en relation avec les conditions de nutrition en bore et en mésoinositol

Le traitement consiste en une injection tous les deux jours d'eau pure, de bore (1γ) sous forme de solution d'acide borique, ou de mésoinositol (5γ) en solution.

Teneur en bore du milieu	Traitement	Nombre de plantes		
		en expérience	à apex nécrosés après une carence de	
			7 jours	10 jours
2.10 ⁻⁷ g/ml	-	8	0	0
0	-	8	8	8
0	bore	4	0	0
0	eau pure	10	7	10
0	mésioinositol	10	9	10

sur des Soleils carencés en bore, où le mésoinositol était apporté, par injection directe dans la tige, à 1 cm environ sous l'apex. Deux lots témoins recevaient de la même façon de l'eau désionisée ou une solution d'acide borique, et deux autres, maintenus respectivement sur milieu complet et sur

milieu sans bore, ne subissaient aucun traitement. Le tableau 43 montre que le mésoinositol ne ralentit pas sensiblement l'apparition des nécroses d'apex, alors que le bore, injecté dans les mêmes conditions, se révèle très efficace.

B - TRANSPORT DES SUCRES

Selon l'hypothèse de Gauch et Dugger (1954), rappelons-le, le rôle principal du bore dans la plante serait de faciliter le transport des sucres, selon un mécanisme non précisé ; et ces auteurs interprètent les symptômes de carence observés au niveau des racines et des apex comme des conséquences d'une carence en sucres. Partant de cette hypothèse, j'ai réalisé les cinq séries d'essais suivantes.

1/ Apport de sucres aux sujets carencés en bore.

Nous passerons très brièvement sur ces essais ; en aucun cas, que le sucre (glucose) soit fourni aux végétaux carencés en bore par l'intermédiaire du milieu ou par injection dans la tige et même dans le bourgeon terminal, il n'a été possible d'observer un retard dans l'apparition des symptômes de carence ; et ceci confirme pleinement ce qui avait été trouvé par quelques chercheurs antérieurs, cités dans l'historique (par exemple Skok, 1958).

2/ Etude de la respiration des racines.

Trois expériences analogues ont été effectuées sur des plantules de Soleil élevées primitivement (pendant une quinzaine de jours) sur un milieu complet, et dont la moitié était ensuite transportée sur un milieu privé de bore (temps 0). A des temps échelonnés, les racines de quelques unes de ces plantes étaient prélevées pour étude de la respiration à l'appareil de Warburg. Les résultats obtenus, en fonction du temps de carence, chez les plantes privées de bore et chez les témoins normalement approvisionnés en cet élément, sont indiqués dans le tableau 44.

Dans l'ensemble, ces expériences montrent que la carence a tendance à provoquer un abaissement de l'intensité respiratoire, ce qui concorde avec les résultats de Schütte (1959). Mais on remarque que cette diminution d'intensité respiratoire n'est pas progressive : avec des fluctuations, et parfois même des inversions, les écarts relatifs semblent en effet cesser d'augmenter significativement après quelques heures de carence.

Toutefois, étant donnée l'importance des fluctuations et de certaines inversions (notamment dans l'expérience n° 2), on a procédé à l'analyse statistique du degré de signification de ces résultats. Pour cela, on a regroupé en deux ensembles (plantes normales et plantes carencées) toutes les valeurs individuelles obtenues au cours des trois expériences, et l'on a constaté que l'on pouvait considérer la distribution comme normale (χ^2 inférieur à $\chi^2_{0,05}$) dans ces deux ensembles (voir tableau 45) ; et, les écarts types, donc les variances, étant extrêmement voisins, on a fait un test t qui permet de conclure à une influence significative de la carence en bore sur la respiration des racines.

Il faut noter cependant que, si l'on traite séparément les trois expériences, seule la première donne un résultat significatif ($t = 3,53$ pour 83 degrés de liberté) ; et pour les deux suivantes, on a trouvé respectivement, $t = 1,09$ pour 38 degrés de liberté, et $t = 1,31$ pour 44 degrés de liberté, ce qui ne permet pas de conclure.

En résumé, s'il est très probable que la carence en bore diminue, en moyenne, l'intensité respiratoire des racines, cette diminution n'augmente pas

Tableau 44

Intensité respiratoire des racines d'*Helianthus annuus*
en fonction de l'intensité de la carence en bore

Chaque résultat, pour un temps de carence déterminé, correspond à la moyenne de 4 à 6 valeurs individuelles.

Les moyennes générales ont été calculées à partir des résultats individuels et ne correspondent donc pas exactement à la moyenne des moyennes des mesures successives.

Numéro de l'expérience	Moyennes	Temps de carence	Intensités respiratoires en cm ³ O ₂ /g.sec/heure		Ecart	
		(en heures)	Pl. normales	Pl. carencées	Absolus	Relatifs (%)
1	des mesures	0	524	522	002	4
		8	554	375	179	40
	succes-sives	16	698	688	010	1
		24	472	362	110	26
		32	543	431	112	23
		40	634	360	274	55
		48	581	394	187	38
		68	531	416	115	24
		83	396	467	-071	-16
	Générales (sauf temps 0)		567,1	440,9	126,2	25
2	des mesures	2	693	656	037	5
		6	655	388	267	51
	succes-sives	10	308	621	-313	-67
		30	658	357	301	59
	Générales		567,9	506,8	061,1	11
3	des mesures	8	435	432	003	1
		32	541	357	184	41
		56	429	419	010	2
		80	458	522	-064	-13
	Générales		466,0	428,7	037,3	8

Tableau 45

Intensité respiratoire des racines d'*Helianthus annuus*
en relation avec la nutrition en bore

(On ne considère ici, que des plantes normales et des plantes carencées, sans tenir compte de la durée du temps de carence).

Plantes	Intensité respiratoire		χ^2			t		
	Moyenne	écart-type	degrés de liberté	Expérience	$\chi^2_{0,05}$	degrés de liberté	Expérience	$t_{0,01}$
Normales	538,5	159	7	8,5	14,07	169	3,57	2,63
Carencées	453,9	151	6	10,6	12,59			

progressivement avec le temps de la carence, et elle s'inverse parfois brusquement. De plus, dans ces trois essais, des mesures de Q.R., effectuées après des temps variables, indiquèrent à peu près la même valeur (environ 0,9) pour les sujets normaux et carencés. Il paraît difficile d'interpréter ces constatations comme résultant de l'apparition d'une carence en sucres : en effet, on se serait attendu dans ce cas à une variation du Q.R. et à ce que la diminution de l'intensité respiratoire fut importante, progressive et continue.

3/ Analyse de la teneur en sucres des racines.

Deux expériences ont été effectuées, sur *Helianthus annuus*, pour étudier les modifications de la teneur en sucres des racines, en relation avec la nutrition en bore. Selon l'hypothèse de Gauch et Dugger (1954), on pouvait s'attendre, en effet, à ce que les racines s'appauvrissent en glucides pendant une période de carence en bore, et à ce qu'elles retrouvent un taux normal lorsque du bore était rendu à la plante.

Les essais ont été conduits, sur des plantules âgées de trois semaines environ, le premier en Août et Septembre, et le second en Mars et en Avril dans la serre du Laboratoire de Physiologie Végétale de la Sorbonne. Les plantules étaient cultivées sur le milieu nutritif liquide habituel (cf. Techniques, p.24), et elles étaient placées en conditions d'éclairement continu. Pour chaque essai, on avait réparti les plantules en trois lots : les premières (lot A) étaient toujours alimentées normalement en bore ; les deuxièmes (lot B) étaient transportées, en cours d'expérience, sur un milieu privé de bore, et maintenues sur ce milieu jusqu'à la fin de l'expérience ; les troisièmes (lot C) étaient transportées sur un milieu privé de bore en même temps que les sujets du lot B, mais replacées sur un milieu complet après quelques jours de carence.

Les analyses de glucides ont été effectuées sur le chevelu de racines jeunes en bon état, après élimination de l'axe principal de la racine et, éventuellement, des parties nécrosées. Tous les prélèvements ont été faits à la même heure (11 h).

Les tableaux 46 et 47 indiquent les résultats obtenus en ce qui concerne les sucres solubles réducteurs et non réducteurs, et aussi les glucides insolubles dans l'alcool à 80 % et extraits à l'eau bouillante.

On constate que les teneurs moyennes en sucres solubles ont tendance à diminuer au cours du temps chez tous les végétaux analysés : ceci ne traduit sans doute que l'augmentation relative, avec le temps, de l'importance des tissus ligneux (pauvres en glucides solubles) dans la racine. Par ailleurs, on note une assez grande variabilité dans les teneurs en sucres solubles, d'un jour à l'autre, chez chacun des lots considérés ; il faut probablement en chercher l'origine dans les variations climatiques (surtout température et ensoleillement) que subissaient les plantes à l'intérieur de la serre où elles étaient cultivées, plutôt que dans les fluctuations individuelles : en effet (cf. tableau 47, jours 27, 28 et 30), lorsque deux échantillons de racines étaient prélevés le même jour, sur des plantes différentes, dans un lot déterminé (ici B), on retrouvait toujours des teneurs en sucres solubles assez voisines.

Quoiqu'il en soit, la carence en bore ne paraît pas avoir sur ces résultats une influence bien déterminante ; et les teneurs retrouvées dans le lot B sont tantôt plus grandes et tantôt plus petites que celles qui existent dans le lot A. Tout au plus remarque-t-on que les racines du lot C, après le réapprovisionnement en bore, sont un peu plus riches en sucres solubles que celles du lot B maintenu en carence (cf. tableau 46, jours 28, 30 et 33) ; mais ceci n'est probablement qu'un phénomène secondaire dû au développement rapide de racines jeunes, encore peu lignifiées, sitôt après que l'on ait rendu du bore ; et d'ailleurs, quelques jours plus tard (tableau 46, jours 37 et 45), lorsque la croissance des racines du lot C est redevenue normale, on n'observe plus cette dominance du lot C par rapport au lot B.

En définitive, s'il est vrai que des modifications de la nutrition en bore s'accompagnent de variations de la teneur en glucides des racines, il n'apparaît pas qu'un arrêt des migrations des sucres vers les racines, lors

Tableau 46

Teneurs en glucides des racines d'*Helianthus annuus*
en relation avec la nutrition en bore
(Essai n° 1)

- A : lot de plantes cultivées sur milieu complet
- B : lot de plantes carencées
- C : lot de plantes carencées puis réapprovisionnées en bore
- Les teneurs sont exprimées en quantités équivalentes de glucose.

Plantules		Teneurs en glucides (en g pour 100 g de tissus secs)				Remarques
Age en Jours	Lots	Glucides solubles dans l'alcool à 80 %			Glucides insolubles dans l'alcool, extraits à l' eau bouillante	
		Totaux	Réducteurs	Non réducteurs		
22						lots B et C privés de bore
23	A B	4,70 3,70	4,35 3,70	0,35	1,55 1,30	
24	A B	9,35 10,10	7,00 8,20	2,35 1,90	2,05 2,30	
25	A B	6,20 6,00	4,80 3,65	1,40 2,35	1,85 1,65	légers symptômes de ca- rence dans les lots B et C
26	A B	5,45 7,20	3,85 5,20	1,60 2,00	1,75 1,55	nets symptômes de carences lots B,C;lot C réapprovis. en B
27	B C	4,85 4,70	3,00 3,40	1,85 1,30	1,55 2,05	
28	A B C	2,90 3,10 4,70	1,80 2,05 4,30	1,10 1,05 0,40	1,50 1,35 1,50	disparition des symptômes de carence dans le lot C
29	C	4,10	1,75	2,35	1,60	
30	A B C	1,95 1,50 2,30	1,60 0,75	0,35 0,75	1,40 1,60 1,70	
33	A B C	4,40 2,00 3,15	1,75 1,00 2,85	2,65 1,00 0,30	1,70 1,95 3,55	
37	A B C	5,35 5,80 3,65	2,10 3,20	3,25 0,45	1,50 1,20 1,60	
45	A B C	2,30 5,05 4,65	1,25 2,90 3,35	1,05 2,15 1,30	1,60 1,45 1,55	

d'une carence en bore, soit à l'origine des perturbations observées ; bien au contraire, après des temps de carence importants (37ème et 45ème jours des tableaux 46 et 47), à un moment où les plantules carencées présentent de sévères symptômes de carence (bourgeons complètement nécrosés par exemple), on remarque que la teneur en sucres solubles des racines du lot B est plutôt supérieure à celle des racines des lots A et C. Et ceci s'accorde bien avec les résultats des mesures d'intensité et de quotient respiratoires, effectuées sur le même matériel, que nous avons décrits au paragraphe précédent.

Dans un autre ordre d'idées, nous noterons encore que la teneur en glucides insolubles dans l'alcool et extractibles à l'eau bouillante (c'est-à-dire essentiellement les substances pectiques) reste à peu près indépendante de l'état de nutrition en bore.

Tableau 47

Teneurs en glucides des racines d'*Helianthus annuus*
en relation avec la nutrition en bore
(Essai n° 2)

- A : lot de plantes cultivées sur milieu complet
- B : lot de plantes carencées en bore
- C : lot de plantes carencées en bore puis réapprovisionnées
- Les teneurs sont exprimées en quantités équivalentes de glucose.

Plantules		Teneurs en glucides (en g pour 100 g de tissus secs)				Remarques
Age en Jours	Lot	Glucides solubles dans l'alcool à 80 %			Glucides insolubles dans l'alcool, extraits à l'eau bouillante	
		Totaux	Réducteurs	Non réducteurs		
25	A	3,34	2,27	1,07	1,54	
26						lots B et C transportés sur un milieu privé de bore
27	A	4,80	3,35	1,45	1,30	
	B	4,48	2,24	2,24		
	B	4,52	2,25	2,27	1,30	
28	A	6,01	4,60	1,41	1,04	
	B	2,16	1,66	0,50	1,22	
	B	2,50	1,92	0,68	1,42	
30	A	1,28	1,25	0,03	1,54	
	B	2,33	1,33	1,00	0,71	lot C réapprovisionné en bore
	B	2,16	1,24	0,92	1,53	
31	A	2,61	1,47	1,14	1,99	
	B	2,33	1,38	0,95	1,52	légers symptômes de carence dans le lot B
	C	2,39	1,21	1,18	1,85	
32	A	2,45	0,86	1,59	1,60	
	B	3,26	1,62	1,64	1,46	nets symptômes de carence dans le lot B
	C	1,98	0,85	1,13	1,41	
33	A	1,32	0,56	0,76	1,18	
	B	1,84	0,69	1,15		
	C	1,09	0,43	0,66	0,80	
35	A	1,62	0,93	0,69	1,36	
	B	1,18	0,68	0,50	1,42	
	C	1,69	0,67	1,02	1,36	
37	A	1,70	0,54	1,16	1,10	
	B	2,33	1,48	0,85	0,72	
	C	1,31	0,43	0,88	1,22	

4/ Réalisation de carences en sucres dans la plante.

Des carences en sucres ont été réalisées, chez *Raphanus sativus*, de trois façons différentes : par ablation des feuilles, par culture à l'obscurité et par culture en atmosphère privée de gaz carbonique à l'aide d'une solution de potasse. Et selon l'hypothèse de Gauch et Dugger (1954), ces carences en sucres auraient dû provoquer l'apparition de symptômes tout à fait analogues à ceux de la carence en bore.

Or, j'ai bien observé que les racines se développaient mal et que les feuilles (au moins pour les deux premiers lots) restaient toutes petites. Mais ces symptômes, d'appréciation bien subjective d'ailleurs, ne sont pas spécifiques de la carence en bore, et ils paraissent insuffisants pour permettre d'assimiler cette dernière à une carence en sucres.

Par contre, l'une des conséquences les plus caractéristiques de la carence en bore, nous l'avons vu, est de provoquer l'apparition d'un foisonnement d'ébauches de racines dans l'hypocotyle. Aussi a-t-on effectué de tels dénombrements d'ébauches dans les hypocotyles de plantules normalement alimentées en bore ou carencées, et dans chacun de ces cas de racines normalement approvisionnées en glucides ou privées de sucres par l'un des trois artifices mentionnés plus haut. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 48.

Tableau 48

Nombre moyen d'ébauches de racines dans l'hypocotyle de *Raphanus sativus* en relation avec la nutrition en bore et divers traitements

Essai n°	Traitement	Milieu nutritif	
		complet	sans bore
1	Ablation des feuilles	0,4	0,4
	Témoin	1,8	23,5
2	Culture à l'obscurité	0,8	3,8
	Témoin	3,3	19,0
3	Culture sans gaz carbonique	0,05	0,6
	Témoin	4,5	14,2

Loin d'avoir sur la rhizogénèse le même effet qu'une carence en bore, la carence en sucres provoque au contraire une sensible diminution du petit nombre d'ébauches habituellement formées chez les sujets normaux (milieu complet) ; de plus, elle bloque à peu près complètement l'apparition de ces ébauches chez les individus carencés. Or, si l'on peut songer à l'intervention de substances rhizogènes synthétisées dans les feuilles et à la lumière pour expliquer les résultats des essais n° 1 et 2, il est plus difficile d'envisager une hypothèse de cet ordre pour l'essai n° 3.

Carence en bore et en sucres apparaissent donc comme des phénomènes bien distincts qui ont, au moins sur l'initiation des racines, des effets opposés.

5/ Mesure de l'influence directe de la carence en bore sur le passage des oses à travers la membrane cellulaire.

L'une des formes de l'hypothèse de Gauch et Dugger (1954) consistait à considérer que le bore présent dans les cellules aidait les sucres, et plus généralement les corps possédant des fonctions alcool, à traverser les membranes ; la carence en bore aurait alors perturbé le transport des sucres en bloquant ce mécanisme.

Or il est possible d'apprécier la perméabilité des membranes cellulaires à un corps dissous A par la mesure du temps Δt nécessaire pour que , après avoir été plongées dans une solution légèrement plasmolysante de A, les cellules considérées se soient successivement plasmolysées puis déplasmolysées à la suite de la pénétration de A à travers la membrane. Plus exactement, on peut représenter quantitativement cette perméabilité par :

$$K = \frac{2,303}{\Delta t} \log_{10} \frac{C_0}{C_v}$$

avec, C_v = concentration moléculaire équivalente de la cellule
 C_e = concentration moléculaire de A dans le milieu extérieur
 K est alors d'autant plus grand qu'est plus grande la perméabilité des membranes étudiées.

Tableau 49

Constante de perméabilité (K) au glyceraldéhyde des membranes de cellules épidermiques de l'hypocotyle de *Radis* t a été mesuré en minutes

Résultats	Etat des plantules		
	Normales		Carencées
individuels	0,043	0,077	0,067
	0,025	0,038	0,043
	0,150	0,045	0,054
	0,030	0,062	0,085
	0,028	0,085	0,030
moyens	0,058		0,060

Des mesures de cet ordre ont été réalisées sur des fragments d'épiderme d'hypocotyles de *Raphanus sativus*, normaux ou carencés en bore ; et la pigmentation de cet épiderme permettait d'apprécier relativement facilement la plasmolyse ou la turgescence des cellules. Les membranes étant à peu près imperméables au saccharose ($K \neq 0$), on a commencé par mesurer, pour chaque plantule envisagée, la concentration moléculaire équivalente des cellules (C_v) comme étant la concentration moléculaire de saccharose qui provoque juste le début de la plasmolyse ; puis on a choisi, comme concentration (C_e) du milieu extérieur une valeur à peine supérieure à C_v , de façon à ne pas risquer de détériorer les cellules par une plasmolyse trop brutale. De ce fait, les concentrations C_e utilisées pour les échantillons provenant de diverses plantules n'ont pas toujours été exactement les mêmes.

En ce qui concerne les mesures de pénétration proprement dites, le glucose s'est révélé inutilisable, car il avait également une constante de perméabilité K très voisine de 0. Aussi ai-je dû employer finalement un triose : le glyceraldéhyde.

Les valeurs de K obtenues pour ce triose, avec des plantules de *Radis* normalement approvisionnées en bore ou très fortement carencées, sont rassemblées dans le tableau 49 ; les résultats individuels montrent des fluctuations importantes, mais ils le font autour de moyennes très voisines pour les plantes normales et carencées ; et s'il reste possible que les écarts individuels masquent une petite influence de la carence, il paraît tout-à-fait exclu que cette influence soit prépondérante.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il reste maintenant à interpréter les résultats obtenus en relation avec les données acquises par les chercheurs antérieurs. Nous dirons auparavant quelques mots des principaux problèmes techniques ou méthodologiques rencontrés au cours de cette étude.

I - PROBLEMES TECHNIQUES ET METHODOLOGIQUES

Dans un certain nombre d'essais, je n'ai eu qu'à utiliser des appareils existant ou à adapter aux exigences particulières de mes expériences des techniques déjà éprouvées et décrites par des auteurs antérieurs ; ce fut le cas notamment pour les déterminations par voies colorimétriques des teneurs en bore des tissus, pour les mesures d'intensités respiratoires à l'appareil de Warburg, pour les analyses de glucides, etc.. Aussi insisterai-je surtout, ici, sur les problèmes qui m'ont demandé un effort de mise au point particulier ; c'est-à-dire, d'une part la réalisation des conditions de culture (et notamment la confection de milieux nutritifs adaptés à l'étude des plantes à faibles besoins en bore), et, d'autre part, la mise en oeuvre d'une méthode de microdétection et de microdosage du bore dans les tissus par un bombardement de neutrons.

°
° °

Pour les cultures, le contrôle des conditions de climat ne posait pas de problèmes délicats ; et, les expériences réalisées ici étant finalement peu sensibles à de petites variations de température, d'hygrométrie ou d'éclairement, ce contrôle fut assuré par quelques montages simples sans originalité particulière.

La recherche des optimums de teneur en bore dans le milieu nutritif a été relativement simple pour les plantes qui présentaient de gros besoins (de l'ordre de 10^{-7} g de bore par ml). Il suffisait en effet, de réaliser un milieu de base aussi bien purifié que possible (par un traitement de l'eau sur des résines échangeuses d'ions et une double recristallisation des sels utilisés) et de lui ajouter ensuite des quantités de bore connues. Le bore de contamination, dont nous avons constaté la présence dans tous les milieux à la concentration de 10^{-9} environ, ne représentait alors, par rapport à la concentration optimum, qu'une erreur de 1 % environ, complètement négligeable devant les variations individuelles.

Il n'en était plus de même lorsque l'on désirait étudier, comme nous l'avons fait ici, les besoins en bore des plantes à exigences très faibles, d'un ordre de grandeur égal ou inférieur à celui du bore de contamination. En

effet, comme l'a constaté expérimentalement Mac Ilrath (inédit), il est pratiquement impossible de diminuer cette concentration de 10^{-3} g./ml, même avec les méthodes de purification les plus efficaces (Hewitt, 1952, a et b) ; il semble, en effet, que, par entraînement dans la vapeur d'eau, par formation de complexes très stables ou peu ionisés, ou par adsorption sur les cristaux de sels précipités, cette contamination minimum résiste à tous les traitements de distillations, échanges d'ions sur résines et recristallisations. Il a donc fallu, dans ce cas, utiliser des gammes de solutions nutritives à teneurs en bore très voisines, égales ou légèrement supérieures à la teneur en bore de contamination, et mettre en évidence l'utilité du bore, à partir de ces solutions, par divers artifices expérimentaux destinés à renforcer l'influence de ces légères différences de teneur en bore.

C'est ainsi que l'on fut conduit à faire des cultures de longue durée pour les Champignons, à réaliser un épuisement progressif de bore dans le milieu par les plantules expérimentées elles-mêmes avec les *Riccia* (méthode inspirée de Skok et Mac Ilrath, 1957-1958), et à rechercher un critère à faible dispersion permettant d'apprécier de petites différences de croissance dans le cas des *Azolla*.

Ces méthodes n'excluaient pas l'intérêt de partir d'un milieu purifié au maximum, donc de s'assurer que la teneur en bore de contamination du milieu de départ n'atteignait pas accidentellement une valeur trop élevée. Or, étant données les faibles concentrations en cause, rendant impossible une analyse chimique précise, la seule méthode véritablement efficace pour apprécier la pureté du milieu consistait à y faire pousser, comme témoin, une plante très sensible à l'action du bore (*Helianthus annuus*) et à mesurer le temps nécessaire à l'apparition des symptômes de carence sur ce témoin. Ce test n'est évidemment applicable que si le milieu étudié est convenable pour le Soleil ; aussi toutes les cultures furent-elles effectuées, sauf cas exceptionnel (Champignons par exemple) sur le même milieu de culture "CERA III modifié" (cf. Techniques IB3 p.24). Cette façon de procéder n'était pas sans inconvénients, en particulier lorsque le milieu était vraiment mal adapté à la culture envisagée (*Hypnum elodes* par exemple). Ceci, ajouté aux faiblesses propres des artifices expérimentaux rappelés ci-dessus, explique qu'il n'ait pas été possible de trouver l'optimum de teneur en bore pour les plantes à exigences faibles, mais seulement d'en donner une borne supérieure. Une telle méthode, si imparfaite soit-elle, permet toutefois de se faire une idée suffisante sur l'utilité du bore à très faibles doses chez certains groupes de végétaux.

Nous ne reviendrons pas sur le principe ni sur les premières applications de la méthode de microlocalisation et de microdosage du bore 10 par un bombardement de neutrons lents : tout ceci, en effet, a été développé en détail lors de publications antérieures rappelées dans la première partie de ce texte. La contribution nouvelle, apportée par le présent travail, consiste essentiellement à préciser les hypothèses de départ et les calculs intermédiaires, de façon à obtenir, entre les densités de traces observées et les teneurs en bore des échantillons, des relations plus exactes que celles qui avaient été admises précédemment (Garin et Thellier, 1958, b).

La méthode a été appliquée ici à l'analyse du bore dans une solution ou dans un tissu végétal intact ou incinéré. Dans le cas de la solution, le problème semble convenablement résolu maintenant, et l'équation (12) p.31 permet d'obtenir les concentrations avec une précision au moins égale à celle des autres méthodes d'analyse du bore, colorimétriques ou spectroscopiques.

La question est beaucoup plus complexe lorsqu'il s'agit de microanalyse à l'intérieur d'un échantillon solide ; mais nous avons vu qu'il est possible d'apporter une solution complète dans quelques cas particuliers qui sont heureusement ceux que l'on rencontre dans l'étude des tissus vivants ou incinérés : échantillon homogène épais ou mince et échantillon hétérogène formé de couches concentriques (cf. p.39 à 43). Les teneurs sont alors exprimées en unités "masse de bore par volume d'échantillon" (g/cm³ par exemple).

Il est possible de passer à des unités plus classiques, telles que le g/g, en utilisant un coefficient de transformation K à déterminer empiriquement. On a finalement adopté, pour ce coefficient, les valeurs moyennes :

K = 0,05, pour les tissus vivants

K = 5,5, pour les tissus incinérés (cendres blanches).

Ceci conduit, lorsque l'on travaille sur des tissus incinérés, à n'opérer que sur des cendres bien blanches, ou, lorsque tel n'est pas le cas (résidus de matières organiques) à admettre pour K une valeur inférieure qui peut atteindre 3 à 2. Insistons sur le fait que les valeurs de K indiquées ici ne représentent qu'une moyenne et pas du tout ce qui existe véritablement en chaque point du tissu étudié ; la transformation d'unité n'apporte donc rien au résultat brut, et elle risque de l'entacher de nouvelles erreurs dues aux incertitudes sur la détermination de K ; elle ne peut être utilisée que pour exprimer une teneur moyenne (permettant d'effectuer des comparaisons avec les résultats des techniques analytiques classiques), mais elle doit être rejetée chaque fois que l'on donne un résultat précis, valable pour un point particulier du tissu.

Etant données les approximations qu'a entraînées le mode de calcul, on ne peut espérer pour la détermination des teneurs à l'intérieur d'un tissu végétal, une précision supérieure à 20 ou 30 % ; d'autre part, la dose minimum de bore mesurable est d'environ 2 p.p.m. (p.48). Une telle précision est plutôt moins bonne que celle fournie par une technique colorimétrique, alors que l'appareillage nécessaire et les opérations à effectuer sont plus complexes. Il est donc inutile d'utiliser l'activation par les neutrons chaque fois qu'il s'agit d'expériences pouvant être menées à bien par d'autres méthodes (essentiellement : mesure de la teneur moyenne d'un échantillon de taille importante -quelques cg en poids sec-). Par contre, cette nouvelle technique, qui permet en outre d'utiliser le bore 10 comme traceur, est très fructueuse dans tous les cas où les autres restent impuissantes : mise en évidence des échanges de bore, étude d'un échantillon de petite taille, microlocalisation du bore dans les tissus et même (mais avec une précision encore faible) dans la cellule.

II - RESULTATS

Après avoir rappelé et discuté les principaux résultats obtenus ici quant à la répartition et aux migrations du bore d'une part, et à sa nécessité comme aliment minéral d'autre part, nous tenterons d'en déduire quelques hypothèses relatives au mécanisme de son intervention dans la biologie des végétaux.

A - REPARTITION ET MIGRATIONS DU BORE

Un certain nombre d'essais ont été consacrés à l'étude de la répartition du bore chez les êtres vivants. Cet élément a été retrouvé, en quantités mesurables, dans tous les tissus analysés, ce qui confirme bien l'hypo-

thèse, déjà admise par la plupart des chercheurs antérieurs, de sa présence constante dans la matière vivante. On notera cependant que sa teneur est extrêmement variable d'un individu à l'autre ; et, pour ne citer que les extrêmes, rappelons que l'on a trouvé ici de 11 p.p.m. chez une rate et 19 p.p.m. chez *Potamogeton natans* à près de 1400 p.p.m. chez *Lemna trisulca* ; il y a donc un facteur d'écart de l'ordre de 100, et ceci pour des sujets élevés sur un milieu naturel et ne présentant aucun symptôme apparent de carence ou d'excès. La relation entre les valeurs des teneurs et la position systématique n'est pas étroite : s'il est vrai, comme l'a admis G. Bertrand (cf. p.6), que les Cryptogames et les Monocotylédones sont généralement plus pauvres que les Dicotylédones, c'est cependant chez les deux premiers groupes que furent rencontrées les concentrations les plus élevées (*Phyllophora epiphylla*, *Zostera marina*, *Lemnaminor* et *trisulca*) (cf. p.54 et 55). Par ailleurs, pour chaque espèce, la valeur moyenne de la teneur s'est révélée n'être pas une constante absolue, mais dépendre au contraire directement de la concentration du bore dans le milieu nutritif ; ceci encore confirme les travaux de chercheurs précédents (cf. p.7).

Avec les Angiospermes, pour des individus de même espèce cultivés sur des milieux à concentrations en bore variées, on a constaté que les organes adultes présentaient des variations de teneur d'amplitude bien supérieure à celle des organes jeunes provenant des mêmes sujets. Il résulte de ceci que la répartition du bore entre les organes revêt des aspects tout différents selon que le milieu est, ou non, riche en bore (cf. fig.28 p.62) : sur un milieu pauvre, ce sont les organes jeunes qui présentent les teneurs en bore les moins faibles, alors que, sur un milieu trop riche, ce sont au contraire les cotylédons et les feuilles âgées qui ont les teneurs les plus élevées ; il existe évidemment tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes. Tout ceci s'accorde avec les conclusions que l'on pouvait tirer des travaux de chercheurs antérieurs (Historique, p.8), mais ce n'est strictement vrai que pour les plantes qui ont toujours été élevées sur des milieux nutritifs de concentrations en bore égales ou inférieures à celle qui existe au moment de l'analyse ; dans le cas contraire (lorsqu'il y a eu passage d'un milieu initial à un milieu final moins concentré), les feuilles qui existaient à la date du passage conservent à peu près la teneur qu'elles avaient à ce moment là (cf. fig.34), et c'est uniquement celles qui apparaissent au bout d'un temps suffisant qui présentent la répartition décrite ci-dessus.

Il nous faut noter encore les phénomènes d'accumulation du bore qui se produisent à la périphérie des feuilles ; ils ont été mis en évidence avec la méthode d'activation par les neutrons et revêtent deux formes bien distinctes : une forme discontinue, correspondant à de petits points localement très riches, et une forme continue qui se manifeste par une légère et régulière augmentation de teneur au bord du limbe, par rapport au reste de la feuille. Ces phénomènes ne semblent pas être en rapport avec une plus grande activité de croissance des tissus du bord des feuilles ; le premier correspond manifestement à la sudation (cf. p.59), quant au second il est certainement passif et traduit sans doute la plus grande évaporation de cette région : en effet, sur un milieu riche en bore, alors que la teneur des organes en croissance devient, nous l'avons vu, moins élevée que celle des organes adultes, ici la teneur du bord des feuilles reste toujours au moins égale ou même supérieure à celle du centre du limbe (cf. fig.23 p.58).

Quelques essais complémentaires ont été effectués sur des animaux et des Cryptogames. Les premiers semblent se comporter un peu comme les Angiospermes, car, pour des tissus pauvres en bore, en moyenne, ce sont les parties les plus jeunes (foetus) qui ont montré les plus fortes concentrations. Quant aux Cryptogames, aucune analyse n'a été faite à partir de

cultures réalisées sur milieu artificiel ; mais, même lorsque les plantes provenaient d'un milieu homogène (eau de mer) on n'a jamais constaté, comme chez les Angiospermes, qu'il y eût des accumulations spécifiques dans les tissus jeunes ni au contraire dans les tissus adultes ; on n'a pas trouvé non plus de différence de teneur entre les tissus haploïdes et diploïdes d'une même plante (cf. *Barbula muralis*, p. 53).

En résumé, étant données les proportions dans lesquelles les teneurs en bore des tissus sont susceptibles de varier selon la nature du milieu nutritif, l'espèce considérée, ou la position dans la plante (zones voisines des pores de sudation par exemple), on pourrait se demander si cet élément n'est pas simplement une impureté, absorbée passivement par les végétaux : pour le moment, seul le fait qu'il tende à s'accumuler dans les organes jeunes lorsque le milieu est pauvre (au moins chez les Angiospermes) nous permet de supposer qu'il puisse peut-être intervenir dans certains phénomènes de croissance.

La plupart des essais consacrés à l'étude des mouvements du bore (absorption, migration entre organes) ont été effectués sur des Dicotylédones. Chez ces végétaux, quelle que soit la teneur en bore du milieu, le bore absorbé par les racines atteint très rapidement les divers organes de la plante, en commençant, semble-t-il, par les plus jeunes (cf. fig. 33 p. 67) : le bore, au moment où il vient d'être absorbé, est donc sous une forme très mobile. Ensuite, dès qu'il pénètre dans les tissus, il paraît se trouver immobilisé fortement, et les véritables migrations entre organes ne s'effectuent plus que très lentement. On a pu constater en effet (cf. fig. 40 p. 74) que des feuilles adultes contenant du bore 10 ne cédaient qu'une quantité faible de cet isotope au reste de la plante lorsque celle-ci était transportée sur un milieu contenant du bore naturel. De plus, dans tous les cas où l'on aurait pu croire à des migrations importantes à la suite d'un changement de milieu nutritif (fig. 34 et 39), il ne s'agissait probablement que des mouvements du bore absorbé dans le premier milieu et encore présent dans les vaisseaux au moment du transfert : en effet, l'influence physiologique de cette migration a été brève et n'a pu retarder que légèrement l'apparition des symptômes de carence (§ IA3b, p. 90).

Les expériences de nutrition en bore par des voies autres que la racine ont donné des résultats très comparables : lorsque l'on procède à une injection directe du bore dans les vaisseaux, il circule facilement et se répartit dans la plante à peu près de la même façon que lors d'une alimentation radicale classique (fig. 38-3 p. 72). Mais s'il est fourni sous la forme d'une goutte de solution d'acide borique déposée sur une feuille, la majeure partie du bore ainsi apporté se trouve retenue et immobilisée sur place (§ II C 2, p. 69) ; de plus, la petite quantité de cet élément qui parvient alors au reste de la plante ne se distribue pas entre les organes selon le mode habituel aux plantes sous-alimentées en bore (fig. 28 : $2 \cdot 10^{-9}$ et $2 \cdot 10^{-8}$ g/ml), mais va de préférence vers la feuille de même rang ou de rang immédiatement supérieur à celui de la feuille traitée (§ II C 2 b, p. 70). Les communications vasculaires étant plus directes entre feuilles de niveaux voisins qu'entre celles qui sont éloignées, ceci, peut-être, peut s'interpréter en considérant que la petite quantité de bore qui circule après une alimentation foliaire correspond essentiellement à ce qui a été absorbé directement à travers la paroi des vaisseaux, et non à ce qui a pénétré dans les cellules foliaires. On comprendrait ainsi pourquoi les pores de sudation s'enrichissent notablement (fig. 35 à 38) bien que la teneur des feuilles non traitées reste faible, puis-

que ces pores sont justement placés à l'extrémité de vaisseaux ; on s'expliquerait également que les cotylédons, au réseau ligneux moins dense que celui des feuilles, soient aussi moins efficaces pour répartir à toute la plante le bore absorbé (fig. 37 p. 71).

Puisque l'on a invoqué (Gauch et Dugger, 1954) une intervention du bore sur les migrations des sucres, on pouvait se demander si, réciproquement, la présence de sucres ne modifiait pas la vitesse de déplacement du bore dans les tiges ; des expériences réalisées en faisant circuler dans des fragments de tiges des solutions d'acide borique enrichies ou non en glucose (cf. p. 75), il ressort qu'il n'en est rien.

Tous ces résultats, rappelons-le, ne se rapportent qu'aux Dicotylédones. Bien que peu d'expériences comparables aient été réalisées chez les Cryptogames, il semble, du moins chez *Riccia fluitans*, que le bore reste au contraire très mobile après son absorption par la plante (cf. p. 104).

B - NECESSITE ET ROLE PHYSIOLOGIQUE DU BORE

Avant d'aborder l'étude du rôle du bore dans les processus biologiques, il convenait de préciser pour quelles catégories d'êtres vivants ce métalloïde se révélait être un élément favorable. Chez les Angiospermes, nous avons retrouvé sans difficulté, après de nombreux chercheurs antérieurs (cf. Historique p. 11), qu'il était indispensable à la nutrition normale de la plante ; lorsqu'il était éliminé du milieu nutritif, des symptômes caractéristiques, variables selon les espèces mais consistant le plus souvent en nécroses des bourgeons et des racines, ne tardaient pas à apparaître, et ils étaient suivis, au bout d'un temps plus ou moins long (de quelques jours à quelques semaines), par la mort des plantules ; la concentration optimum de ce métalloïde dans le milieu nutritif était voisine de 10^{-7} g/ml lorsque les cultures étaient effectuées dans les conditions naturelles d'éclairement et de température. Avec les Monocotylédones, les résultats ont été plus divergents : s'il fut relativement facile de mettre en évidence le caractère favorable du bore dans certains cas (*Lemna minor* par exemple), il a pratiquement été impossible de faire apparaître des symptômes caractéristiques de carence chez d'autres espèces, telles que *Helodea crispa* et plusieurs Graminées, malgré des cultures de longue durée sur un milieu privé de bore.

Les Cryptogames vasculaires, sur un milieu sans bore, ont généralement manifesté des symptômes de carence reconnaissables : réduction de la surface des feuilles (*Azolla filiculoides*) et mauvais enracinement des plantules (*Selaginella uncinata*, *Marsilia quadrifolia*) ; le bore peut donc être considéré comme un élément favorable, si ce n'est indispensable, à ces végétaux.

Les résultats ont été moins nets avec les autres catégories de Cryptogames. L'utilité du bore pour ces végétaux avait d'ailleurs été beaucoup controversée par les auteurs antérieurs (cf. Historique, p. 10). Ici on n'a pu mettre en évidence aucun symptôme vraiment typique de la carence chez les Mousses, les Hépatiques et les Champignons ; et seule l'analyse statistique des résultats a pu montrer une légère réduction de la croissance chez des *Riccia fluitans* et des *Penicillium digitatum* cultivés sur un milieu dépourvu de bore ; encore a-t-il fallu réaliser pour cela des cultures de longue durée où la plante finissait par épuiser elle-même son milieu nutritif. Aussi considérerons-nous seulement comme probable l'utilité du bore pour les Champignons et les Hépatiques. Nous noterons aussi que si la tolérance des Champignons paraît grande vis-à-vis d'un excès de bore, il n'en est pas de même pour les Hépatiques, où une dose de 10^{-8} g/ml peut déjà être considérée comme toxique, l'optimum étant inférieur ou au plus égal à 10^{-9} g/ml.

Pour compléter cette étude sur les besoins en bore des êtres vivants, il aurait été bon d'avoir quelques données relatives aux animaux. Aucune culture de tissus animaux n'a été faite ici, et, à ma connaissance, on ne trouve pas non plus dans la littérature de résultats probants à ce sujet (cf. Historique, p. 9). Toutefois étant donnée la similitude qui existe dans la répartition du bore entre les tissus adultes et jeunes chez les animaux et les Dicotylédones de teneur moyenne voisine, il reste possible que cet élément soit utile aux animaux comme il l'est aux plantes supérieures.

En définitive, pour revenir aux végétaux, les résultats exposés ci-dessus confirment l'existence d'une relation, déjà suggérée par quelques auteurs antérieurs (cf. Historique, p. 6), entre l'importance des besoins en bore et la vascularisation des plantes considérées.

°

L'étude des besoins en bore a été complétée, pour les Dicotylédones seulement, par quelques expériences de nutrition effectuée par des voies autres que la racine. Par exemple, l'injection directe de bore dans les vaisseaux de plantes carencées permet de faire disparaître rapidement les symptômes de carence, et l'on obtient finalement des plantes tout à fait comparables aux témoins cultivés sur milieu complet (cf. p. 95). Le traitement foliaire, par dépôt de gouttes de solutions d'acide borique sur les feuilles, est moins efficace : la reprise de croissance est toujours lente et incomplète, et, si le traitement n'est pas renouvelé, des symptômes de carence ne tardent pas à apparaître de nouveau (cf. p. 86).

Tout ceci s'accorde bien avec ce que nous savons déjà de la distribution du bore à l'ensemble de la plante après ces traitements : distribution analogue à celle des témoins non carencés à la suite des injections, distribution très anormale au contraire pour les traitements foliaires (cf. Conclusions, p. 127). Nous insisterons cependant sur le caractère provisoire de la reprise de croissance après un traitement de la carence par voie foliaire, et ce malgré l'importance des doses de bore fixées dans la feuille traitée : ceci nous montre bien que le bore absorbé y est très vite complètement immobilisé et qu'il ne peut plus alors être utilisé par l'ensemble de la plante.

Nous noterons encore que les traitements foliaires, qui se révèlent les plus efficaces physiologiquement, sont réalisés avec des doses faibles (7,2 et 1,4 γ par plante chez *Raphanus sativus*) ; or ils n'augmentent que très peu, rappelons-le, la teneur de l'ensemble des tissus des plantes carencées. Et les traitements par des doses élevées (36 à 180 γ par plante chez *Raphanus sativus*) deviennent physiologiquement toxiques, alors qu'ils ne portent la teneur moyenne des tissus primitivement carencés qu'à peine à un niveau normal. Il apparaît donc que la reprise de la croissance à la suite d'une alimentation foliaire ne nécessite qu'une teneur en bore des tissus faible, bien inférieure à celle que l'on rencontre habituellement chez les témoins non carencés.

Nous nous servons de ces résultats lorsque nous tenterons de préciser les mécanismes de l'action du bore. Nous pouvons déjà en conclure, d'un point de vue plus immédiatement utilitaire, que, pour traiter pratiquement des carences en bore par voie foliaire, il est préférable de faire plusieurs applications de doses faibles, échelonnées dans le temps, plutôt qu'un seul traitement par une dose importante

°

Le bore intervenant dans les processus vitaux d'un grand nombre d'espèces, il reste à préciser à quel moment du développement son influence est particulièrement sensible.

Est-ce sur les tout premiers stades de la formation des organes, c'est-à-dire leur initiation ? les conceptions des auteurs antérieurs, nous l'avons signalé dans l'historique (II B 2 p. 13) restaient assez divergentes à ce sujet. Nous avons constaté ici que le nombre total d'ébauches formées pendant une carence rigoureuse était parfois inférieur à celui que l'on pouvait obtenir avec un apport de bore un peu plus grand : ce fut notamment le cas pour l'initiation des fleurs (cf. tableaux 20, 21, 22 et fig. 62 pp. 93 et 94) et peut-être aussi pour la formation des ébauches de racines (tableau 19). Mais cet effet semble dû plutôt à une modification de l'état trophique général consécutif à la carence, car il n'est pas spécifique de la privation de bore : Smith, Mac Ilrath et Bogorad, 1957, ont obtenu en effet, rappelons-le, des résultats analogues à la suite d'une carence en fer. D'ailleurs, nous n'avons jamais pu obtenir qu'une carence en bore bloque complètement l'initiation des ébauches de feuilles, de tiges, de racines, de fleurs ou de tumeurs ; et parfois même, au contraire, elle favorisait indirectement leur apparition (cf. tableau 18 p. 92). Il ne semble donc pas que le bore exerce une influence déterminante sur la formation des ébauches.

S'il ne contrôle pas l'initiation des organes, ce métalloïde joue par contre un très grand rôle en ce qui concerne leur croissance ultérieure ; d'autres chercheurs l'avaient déjà remarqué, et nous l'avons retrouvé ici de façon très nette : les organes jeunes cessent leur croissance lorsque le bore vient à manquer, toutes les autres conditions étant par ailleurs favorables ; ils la reprennent très vite dès qu'ils en sont réapprovisionnés. Et les conditions de climat, qui accélèrent la croissance, augmentent aussi la vitesse d'apparition des symptômes de carence et l'importance des besoins en bore (cf. p. 78, 79 et 89).

Nous remarquerons toutefois que la privation de bore n'a pas pour seule conséquence un ralentissement de la croissance ; elle provoque aussi la mort de certains tissus (racines, bourgeons), et ceci très rapidement, bien avant que l'arrêt de la croissance n'ait pu produire des modifications trophiques suffisantes pour l'expliquer ; de plus elle empêche l'accumulation des réserves dans les organes spécialisés (cf. fig. 43 p. 78). Aussi paraît-il très vraisemblable que le bore intervienne non pas par une action spécifique sur la régulation de la croissance des tissus, mais plutôt par le contrôle d'une des réactions fondamentales de l'activité cellulaire (synthèses, réactions énergétiques par exemple). Les modifications de croissance observées ne seraient plus alors qu'une conséquence (la plus spectaculaire) des perturbations apportées à la bonne marche de ce processus.

C - MECANISME DE L'ACTION DU BORE

Le bore est indiscutablement un élément nutritif indispensable pour certains végétaux, si ce n'est pour tous. N'oublions pas toutefois qu'il est des cas, chez les Dicotylédones notamment, où il semble se comporter comme une impureté fixée passivement par la plante (cf. p. 127). Ces deux points de vue peuvent être conciliés facilement en supposant que le bore participe en fait à deux processus : un processus d'utilisation qui intervient directement dans le contrôle des phénomènes de croissance, et un processus d'immobilisation, à peu près irréversible, qui prélève une partie du bore absorbé et le détourne des réactions métaboliques proprement dites.

D'ailleurs, la figure 28 p. 62) nous montre que, chez *Raphanus sativus*, sur des milieux allant de $2 \cdot 10^{-8}$ à $2 \cdot 10^{-6}$ g/ml de bore, la teneur des feuilles

adultes F_1 , où se produisent la plupart des réactions métaboliques, passe de 5.10^{-5} à près de 10^{-3} g par cm^3 de cendres. Or il ne semble pas (cf. fig. 42, 43, 44, pp. 78 et 79) qu'il en dérive des modifications physiologiques considérables pour l'ensemble de la plante. Et ceci n'est concevable que si l'on admet qu'une fraction seulement du bore présent dans les tissus participe aux réactions actives, tout le reste étant stocké sous une forme plus ou moins inerte.

On se représentera donc l'utilisation du bore dans les tissus sous l'aspect d'une compétition entre les deux processus définis ci-dessus : le second rendant peu à peu le bore indisponible au fur et à mesure de son absorption, et le premier fonctionnant avec ce qu'il reste de bore mobile. Nous arrivons ainsi, par des voies différentes, à une conception très proche de celle de Skok et de Mac Ilrath (cf. p. 8) qui considèrent que seule la fraction dialysable du bore des tissus intervient dans le contrôle des phénomènes de croissance.

°
°

Cette hypothèse de l'existence de deux processus permet d'interpréter bon nombre de résultats obtenus au cours de cette étude ou relevés dans la littérature.

Distribution du bore chez les Dicotylédones.

Chez ces végétaux, le bore absorbé, nous l'avons vu p. 68, passe en priorité dans les bourgeons et les feuilles jeunes. Si les quantités mises en jeu sont faibles (milieu pauvre), il y sera immobilisé en grande partie et les organes jeunes se trouveront ainsi plus riches que les parties adultes ou âgées. Par contre, si le milieu est riche en bore, la masse de matière dans les tissus jeunes étant relativement réduite, le processus d'immobilisation peut s'y trouver saturé : de grosses quantités de bore resteront mobiles et susceptibles de migrer dans les organes voisins où elles seront alors fixées ; il se produira ainsi une accumulation de bore dans les tissus adultes qui deviendront beaucoup plus riches que les organes jeunes voisins. Nous retrouvons bien la répartition décrite par la figure 28 p. 62.

Carences en bore chez les Dicotylédones.

Chez les Dicotylédones, le processus d'immobilisation est particulièrement efficace ; en effet, rappelons-le, la teneur des tissus peut dépasser en certains points 10^{-2} g/ cm^3 de cendres, sans en laisser diffuser de façon appréciable au reste de la plante (cf. fig. 26).

On peut donc s'attendre à ce que la teneur des tissus en bore libre, utilisable par les réactions métaboliques, diminue rapidement dès que l'on interrompt l'alimentation en bore de la plante : par conséquent, les symptômes de carence doivent apparaître peu de temps après la cessation de l'approvisionnement en bore. C'est bien ce que l'on a constaté expérimentalement : des symptômes de carence se manifestent alors même qu'il reste dans la plante des quantités importantes de bore ; et, de plus, la formation de réserves de bore dans les tissus, par une alimentation antérieure excessive, ne diffère que de très peu l'apparition de ces symptômes (cf. p. 90).

Carences en bore chez les Cryptogames.

Chez les Cryptogames, bien qu'il soit difficile de faire des expériences parfaitement démonstratives à ce sujet, le bore paraît rester beaucoup plus mobile que chez les Dicotylédones ; c'est du moins ce que nous avons admis dans le cas de *Riccia*. Le processus d'immobilisation paraît donc être inexistant ou peu efficace ; la plus grande partie du bore des tissus peut alors

être consacrée au processus d'utilisation, et, par conséquent, l'absorption du bore ne doit plus guère servir qu'à compenser l'accroissement en volume des tissus. Dans ces conditions, on conçoit facilement que, comme l'a montré l'expérience, les besoins en bore de ces végétaux soient bien inférieurs à ceux des Dicotylédones, et, qu'il soit beaucoup plus malaisé de faire apparaître des symptômes de carence.

Carences en bore chez les Monocotylédones.

Selon Mac Ilrath (inédit), la mobilité du bore reste grande chez les Monocotylédones. De ce point de vue, ces dernières se comporteraient donc un peu comme les Cryptogames, et cela peut expliquer qu'il soit en général si difficile d'y faire apparaître des symptômes de carence. Toutefois chez certaines espèces (notamment *Lemna*) qui fixent des quantités de bore considérables, le processus d'immobilisation paraît au contraire jouer un rôle important ; et l'on constate justement que, chez celles-ci, il est relativement facile de faire apparaître les symptômes de carence.

Excès de bore.

L'excès en bore se manifeste beaucoup plus tôt chez les Cryptogames que chez les Dicotylédones ; c'est ainsi que des teneurs de 2.10^{-7} et de 4.10^{-8} g de bore par ml dans le milieu nutritif se sont révélées nettement toxiques respectivement pour *Marchantia polymorpha* et *Riccia fluitans* (cf. p.103), alors que *Raphanus sativus* supportait 2.10^{-6} g/ml sans grandes modifications apparentes (cf. fig.42, 43 et 44 p.78).

Mais d'après l'hypothèse de l'existence des deux processus (immobilisation et utilisation), des symptômes d'excès en bore ne peuvent apparaître que s'il existe une trop grande quantité de bore mobile dans les tissus, quelle que soit par ailleurs la teneur en bore lié. Il est donc normal que les Dicotylédones, où le processus d'immobilisation, très actif, limite constamment la teneur en bore libre, puissent supporter une alimentation en bore beaucoup plus riche que les Cryptogames, chez lesquelles la majeure partie de cet élément semble rester sous une forme libre, utilisable.

Alimentation foliaire.

Nous avons déjà insisté sur le fait que, après un traitement foliaire de la carence en bore, la croissance reprenait malgré la faiblesse des doses qui parvenaient aux divers organes. Qu'un mouvement d'aussi petites quantités de bore puisse avoir une efficacité physiologique importante confirme bien la réalité du fonctionnement des réactions d'utilisation avec de faibles doses de bore, à condition que ce dernier se trouve sous une forme mobile.

Ensuite, le processus d'immobilisation doit, peu à peu, fixer ce bore sous une forme non utilisable, ce qui, de nouveau, bloquera la croissance : c'est bien ce qui a été observé expérimentalement.

Germination des graines de Dicotylédones.

Chez les Dicotylédones, il est impossible d'obtenir des germinations convenables sans un apport de bore extérieur malgré les notables réserves de la graine (G. Bertrand et al, 1941, 1942, 1958 ; Leggatt, 1948). Ceci montre que le bore lié est bien inutilisable pour les réactions de croissance des plantules.

Remplacement du bore par un autre élément.

Skok (1957 a) a montré que l'on pouvait retarder l'apparition des symptômes de carence en fournissant aux plantes déficientes des éléments à propriétés complexantes voisines de celles du bore, par exemple strontium et

germanium (Historique, p.14) ; ceci peut s'interpréter, un peu différemment de l'explication proposée par Skok, en considérant que ces éléments entrent en compétition avec le bore dans le processus d'immobilisation ; ils ralentiraient ainsi sa fixation, le laissant plus longuement disponible pour le processus d'utilisation. Dans ces conditions, la présence de strontium ou de germanium ne pourrait que ralentir et non pas bloquer le développement des symptômes de carence : les expériences de Skok ont prouvé qu'il en était bien ainsi.

Il reste maintenant à tenter de préciser par quelles réactions le bore intervient dans les processus d'immobilisation et d'utilisation.

Nous ne possédons que peu d'indications permettant d'élaborer une hypothèse relative à la nature du substrat sur lequel s'effectue le processus d'immobilisation. Il s'agit sans doute d'un composé qui peut être présent en grandes quantités et que l'on rencontre essentiellement chez les Dicotylédones, puisque c'est chez ces plantes que l'on trouve les plus grandes teneurs en bore immobilisé.

Pour l'instant, l'hypothèse d'une fixation du bore sur un corps gras ou un glucide présents dans le protoplasme paraît peu probable ; en effet, personne, à ma connaissance, n'a encore signalé l'existence de composés lipidiques ou glucidiques contenant de notables quantités de bore ; et, d'ailleurs, les graines, qui présentent souvent des teneurs en lipides et en glucides supérieures à celles de la plante entière correspondante, sont généralement, au contraire, moins riches en bore : c'est ce que nous avons vérifié ici dans le cas du Radis (p.53), et c'est ce que d'autres chercheurs (notamment G. Bertrand et Silberstein, 1941) ont constaté également chez bien des espèces.

Il n'est pas impossible que le rôle de fixateur du bore soit joué par des protéines : plusieurs groupes, en effet, nous l'avons vu (fig. 31), en contiennent des quantités importantes. Mais rien ne nous permet d'affirmer qu'il s'agisse bien là d'un simple processus d'immobilisation du bore, et il se peut, au contraire, que cet élément soit effectivement nécessaire à la constitution de certains protides.

Reste la possibilité d'une fixation du bore dans les membranes cellulaires : on s'expliquerait alors que, dans certains cas, des teneurs très élevées aient été trouvées dans la membrane (Smith, 1944), alors que Skok et Mac Ilrath (1957, 1958) opérant en conditions de nutrition tout juste optimum, n'y relevaient aucune accumulation particulière (cf. Historique, p.7). Cette interprétation concorderait bien aussi avec l'aspect de la distribution du bore que nous avons observé chez *Raphanus sativus* dans des cellules de tissus foliaires très riches en bore (fig.29) ; et, le processus d'immobilisation n'étant pas très actif chez la plupart des Monocotylédones selon Mac Ilrath (inédit), elle expliquerait encore pourquoi, chez *Helodea crispa*, les membranes semblent s'être enrichies beaucoup moins que dans le cas précédent (cf. p.63). Cette hypothèse d'une fixation du bore sur les membranes est donc séduisante ; si elle devait finalement se révéler correcte, il resterait cependant encore à expliquer à la suite de quelles différences dans la composition des membranes le processus d'immobilisation se révèle tellement plus efficace chez certaines plantes (notamment Dicotylédones) que chez les autres groupes de végétaux.

Nous insisterons plus longuement sur l'interprétation des processus d'utilisation du bore. Pour cela, nous rechercherons tout d'abord si, de par

sa structure électronique externe ($2s^2 2p^1$), le bore peut être rapproché de quelqu'autre élément indispensable. Quelques auteurs, il est vrai, reconnaissent aux éléments à structure voisine de celle du bore (Bruhat 1942) une certaine utilité pour la nutrition des plantes : Haas 1947, Sulochana 1952 et Skok 1957 a, pour l'aluminium ($3s^2 3p^1$) ; Liebig et al 1943, Steinberg 1938 et 1945 pour le gallium ($4s^2 4p^1$) ; Liebig et al 1943 pour l'indium ($5s^2 5p^1$) ; Richards 1934 pour le thallium ($6s^2 6p^1$) ; mais les résultats obtenus sont généralement peu nets, et, de plus, un grand nombre d'autres chercheurs n'ont constaté pour ces éléments qu'un effet nul ou défavorable, même à faibles concentrations (cf. Chilean nitrate, plusieurs centaines de références). Et le bore apparaît ainsi comme un élément isolé parmi les autres corps simples indispensables (aux structures électroniques externes $s^1, s^2, s^2p^2, s^2p^3, s^2p^4$). Ceci nous interdit a priori de chercher à interpréter le mécanisme de son intervention par analogie avec ce que l'on connaît déjà du rôle physiologique de ces derniers. Aussi procéderons-nous plutôt en effectuant la critique des diverses hypothèses qui ont déjà été proposées par les auteurs antérieurs pour expliquer le mode d'action du bore (cf. Historique, p.15).

Parmi celles-ci, nous éliminerons tout de suite la possibilité d'une intervention dans le transport des sucres selon l'un ou l'autre des processus proposés par Gauch et Dugger (1954) (cf. Historique, III 5 a, p. 17). En effet, outre les difficultés déjà signalées par d'autres chercheurs, nous avons constaté qu'un grand nombre d'expériences dont on pouvait prévoir le déroulement comme conséquence de cette théorie donnaient en fait des résultats non significatifs ou même contradictoires (cf. p.116) ; par exemple, un apport de sucres aux bourgeons et aux racines de plantules carencées ne parvient jamais à retarder l'apparition des symptômes de carence ; la teneur en sucre et l'intensité respiratoire des racines ne diminuent pas régulièrement lorsque la carence devient plus intense ; le quotient respiratoire reste voisin de 1 même lors d'une carence sévère ; la réalisation artificielle d'une carence en sucres dans la plante a, sur la formation des ébauches de racines, des effets opposés à ceux de la carence en bore ; et la perméabilité des membranes cellulaires aux trioses paraît relativement indépendante de l'état de nutrition en bore des plantules. De plus, de petites plantes entièrement vertes, comme les *Lemna*, (où des perturbations dans le transport des sucres de cellule à cellule ne paraissent pas devoir provoquer d'effet physiologique immédiat) présentent cependant assez facilement des symptômes de carence lorsqu'on les transporte sur un milieu privé de bore (cf. p.100). Il ne s'agit pas là, évidemment, de soutenir que la carence en bore ne produit pas de modifications dans le transport des sucres, puisque les expériences de Gauch et de ses collaborateurs ont démontré l'inverse : mais il semble bien que ce ne soit là qu'une manifestation secondaire de la carence, du type envisagé par Skok (1958) par exemple (cf. Historique, p.18).

La possibilité d'une intervention du bore sur la synthèse des pectates paraît être à rejeter également puisqu'elle était basée essentiellement sur l'absence d'utilité du bore chez certains végétaux inférieurs, Champignons notamment, chez lesquels nous avons constaté, au contraire, en accord avec Edson, Novak et Smith (1950) une influence positive probable de cet élément ; et, de plus, la carence en bore n'a pas modifié sensiblement la teneur en substances pectiques des racines jeunes (cf. p.119). Par ailleurs, bien que rien dans les expériences qui furent effectuées ici ne nous permette d'infirmer les hypothèses d'un contrôle par le bore de réactions diastasiques ou du métabolisme minéral, nous rappellerons qu'elles n'ont été signalées que pour mémoire dans l'historique (pp.15 et 16), et que la plupart des chercheurs les ont abandonnées aujourd'hui : en particulier, il ne semble pas y avoir de relation entre le métabolisme du bore et celui du calcium (Neales et Hinde, 1962).

Nous nous arrêterons un peu plus sur trois phénomènes où le bore semble bien exercer une influence importante. Le premier concerne l'action éventuelle du bore sur les phénomènes auxiniques : selon l'hypothèse d'Eaton (1940), le bore interviendrait dans la synthèse de l'acide indolyl-acétique, et pourrait être, éventuellement, remplacé par celui-ci. Je n'ai, pas plus que les autres chercheurs qui ont tenté de répéter cette expérience, pu parvenir à diminuer sensiblement la vitesse d'apparition des symptômes de carence par un apport d'acide indolyl-acétique, sauf peut-être, légèrement, dans le cas du crown gall (voir p. 97) ; et je n'ai constaté, non plus, aucune relation entre la teneur en bore d'une plante et sa résistance aux traitements externes par les auxines (cf. p. 56). Cependant, puisque, lors d'une carence, la dominance apicale des bourgeons de tiges chez les Angiospermes disparaît nettement avant que ceux-ci ne soient complètement nécrosés (fig. 61, p. 91, et § I A 1 c, p. 80), et que la séparation des frondes chez les *Lemna* cesse de s'effectuer normalement (tableau 28 et fig. 65, pp. 100 et 101), l'existence d'une interaction entre le bore et les substances de croissance ne peut pas être complètement exclue.

Par ailleurs, le rôle du bore dans le métabolisme du mésoinositol ne paraît pas aussi déterminant chez les plantes supérieures qu'il l'est chez les Bactéries (Rosenberg, 1946 et 1948) ; et l'apport de mésoinositol à des Phanérogames privées de bore n'a jamais pu empêcher l'apparition des symptômes de carence. Toutefois, comme l'approvisionnement en mésoinositol limitait toujours quelque peu (bien que de façon généralement non significative) la vitesse de développement de ces symptômes, il n'est pas impossible qu'il existe une relation entre le métabolisme du bore et celui du mésoinositol.

Enfin, de nombreux travaux font état d'une intervention du bore dans les phénomènes de lignification, et nous avons été conduits, également, à insister sur la relation qui paraît exister entre l'importance des besoins en bore et la vascularisation des différentes espèces (p. 129). De plus, nous l'avons vu (fig. 38), lorsque l'on rend du bore à des *Helianthus annuus* tumorisés et primitivement carencés, c'est généralement la base lignifiée qui présente les plus fortes accumulations de bore dans les tissus du crown gall. Cependant, puisque le bore semble bien utile à certains végétaux non lignifiés (Champignons, Hépatiques, et aussi Algues d'après certains auteurs : cf. p. 10), et que la carence nécrose en premier lieu les apex en voie de croissance qui ne contiennent justement pas encore de cellules lignifiées, il paraît peu probable que le rôle principal du bore consiste à contrôler les processus de lignification.

En définitive, si le bore joue indiscutablement un rôle dans les trois phénomènes que nous venons de rappeler, c'est probablement de façon indirecte, à la suite d'une intervention primaire qui reste à déterminer. Et, parmi toutes les hypothèses envisagées au départ, il ne reste plus maintenant, pour rendre compte de cette intervention primaire, que celle de Dugger et al (1957) qui fait intervenir le bore par une réaction équilibrée entre les sucres solubles et l'amidon, avec formation d'un complexe glucose-phosphate-borate. Il est encore trop tôt pour savoir s'il s'agit bien de la véritable réaction de base contrôlée par le bore ; nous constaterons simplement qu'elle explique, aussi bien que la théorie initiale de Gauch et Dugger (1954), mais sans se prêter aux mêmes critiques, toutes les constatations expérimentales qui avaient été recensées par ces auteurs.

Toutes les considérations précédentes, relatives au mode d'action du bore dans la biologie des plantes, sont encore bien théoriques, et nous les regarderons plutôt comme des hypothèses de travail destinées à orienter les recherches ultérieures. Qu'il nous soit permis, pour conclure, de rappeler

quelques points particuliers qui ont été envisagés ici. Nous avons retrouvé le caractère indispensable du bore chez les végétaux supérieurs, avec un optimum de concentration, en conditions naturelles, de 10^{-7} g/ml environ ; les températures élevées et les photopériodes longues ont eu tendance à déplacer cet optimum vers les fortes concentrations et à rendre les plantes plus sensibles à la carence ; et, réciproquement, les températures basses et les photopériodes courtes ont déplacé l'optimum vers les faibles concentrations et rendu les plantes plus sensibles à l'excès ; les symptômes de carence ont été précisés, notamment en ce qui concerne les variations de l'intensité respiratoire, la teneur en sucre des racines, la perméabilité des membranes cellulaires, et la suppression des dominances apicales avant la nécrose irréversible des bourgeons ; du point de vue morphologique, on a constaté la grande variété d'aspect et de vitesse d'évolution des symptômes d'une espèce végétale à l'autre, et l'on a montré qu'ils ne pouvaient pas être confondus avec des symptômes de carence en sucres. Le rôle du bore s'est révélé bien plus important sur la croissance des organes que sur la formation de leurs ébauches : en particulier, l'initiation à la mise à fleurs, par le froid, les journées courtes ou les journées longues, a pu s'effectuer de façon pratiquement normale chez les plantes soumises à une carence très sévère. La reprise de la croissance, chez des végétaux primitivement carencés, a été étudiée à la suite d'un réapprovisionnement effectué par des voies différentes : milieu nutritif, injections dans les tiges, pulvérisations foliaires ; et, dans ce dernier cas, on a reconnu le caractère transitoire de l'efficacité du traitement, et précisé les modalités les plus favorables pour son application (traitements échelonnés dans le temps, dose optimum de 10γ par plante environ, chez des plantules adultes de *Raphanus sativus*, plus faible chez des plantules jeunes).

Une étude systématique des besoins en bore des Cryptogames a été entreprise : elle a conduit à considérer comme très probable l'utilité du bore pour ces végétaux, mais ne nous a jamais permis de mettre en évidence la nécessité absolue de cet élément ; de même, nous n'avons pas pu déterminer avec précision l'optimum de concentration en bore dans le milieu, mais seulement en donner une borne supérieure qui est de l'ordre de 10^{-9} g/ml ; et nous avons reconnu la grande sensibilité de certaines de ces plantes à l'excès de bore (symptômes très nets dès les concentrations de 10^{-8} à 10^{-7} chez les Hépatiques), alors que les Champignons se sont révélés au contraire tolérants vis-à-vis d'une alimentation trop riche.

Enfin, sur le plan des techniques, la mise en oeuvre et l'amélioration continue de la méthode de détection du bore 10 par les neutrons lents nous autorise à envisager, dans l'avenir, une microdétection du bore au niveau des constituants cellulaires ; dès maintenant, elle nous a permis de suivre l'évolution des teneurs à l'intérieur des tissus, de mettre en évidence l'existence de points extrêmement riches sur le pourtour des feuilles, d'entreprendre l'étude des mouvements et des échanges de bore entre les organes, et de reconnaître la présence de bore lié à certains groupes de protéines. C'est autant de résultats qu'il était pratiquement impossible d'obtenir, jusqu'ici, par les voies classiques.

BIBLIOGRAPHIE

- F.A. d'A CONTO, 1956 - Symptoms of mineral deficiency in Garlic ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 68, pp. 358-365.
- H. AGULHON, 1910 a - Recherches sur la présence et le rôle du bore chez les végétaux ; *Thèse, Sciences naturelles, Paris*.
- H. AGULHON, 1910 b - Emploi du bore comme engrais catalytique ; *C. R. Acad. Sci.*, 150, pp. 288-290.
- W.A. ALBRECHT, 1950 - Eléments mineurs du sol ; *Ann. Inst. Nat. Rech. Agro.*, 1, p. 144.
- D.G. ALDRICH, J.R. BUCHANAN and G.R. BRADFORD, 1956 - Effect of soil acidification on vegetative growth and leaf composition of lemon trees, in pot cultures ; *Soil Sci.*, 79 (6), pp. 427-439.
- T.R. ALEXANDER, 1942 - Anatomical and physiological responses of squash to various levels of Boron supply ; *Bot. Gaz.*, 103, pp. 475-491.
- A. ALMESTRAND, 1957 - Growth and metabolism of isolated cereal roots ; *Physiol. Plant.*, 10, pp. 521-620.
- A. AMBERGER und W. FRÖMEL, 1957 - Zur Wirkung des Bors verschiedener borhaltiger Einzel und Volldünger zu Zuckerrüben ; *Sonderdruck aus der Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 79, 124, pp. 193-203.
- H.O. ASKEW and E. CHITTENDEN, 1936 - The use of Borax in the control of "internal cork" of apples. III Effect of Borax sprays on the Boron status of fruit and incidence of "internal cork" in apples ; *J. Pom. Hort. Sci.*, 14, pp. 242-245.
- G.J. AULETTE and R.O. LACHANCE, 1954 - Soil and plant analysis as means of diagnosing Boron deficiency in alfalfa in Quebec ; *Canad. J. of Agric. Sci.*, 34, Sept. et Oct., n° 5, pp. 494-503.
- J.E. BAKER, H.G. GAUCH and W.M. DUGGER, 1956 - Effects of boron on the water relations of higher plants ; *Plant Physiol.*, 31, pp. 89-94.
- G. BARBIER et J. CHABANNES, 1953 - Contribution à l'étude du bore dans le sol et les plantes ; *Ann. Inst. Nat. Rech. Agro.*, n° 1, pp. 27-43.
- M. BASSET, 1958 - Sur la teneur en bore assimilable des sols en relation avec l'état des récoltes ; *C. R. 15ème Congrès International d'Horticulture de Nice*. pp. 229-235.
- W. BAUMEISTER, 1943 - Der Einfluss des Bors auf die Photosynthese und Atmung submerser Pflanzen ; *Jahr. Wiss. Bot.*, 91, pp. 242-277.

- N. R. BENSON, E. S. DEGMAN and I. C. CHMELIR, 1961 - Translocation and re-use of boron in broccoli (*Brassica oleracea*, var. *botrytis*) ; *Plant Physiol.*, 36, pp. 296-301.
- F. BERENSHTEIN and Y. GLUSHAKOV, 1940 - The effect of boron on the carbohydrate metabolism in the animal organism ; *Uchenye Zapiski Vitebsk Veterinarnogo Inst.*, 7, pp. 243-253 (cité Chilean Nitrate).
- K. C. BERGER and E. TRUOG, 1950 - Boron for alfalfa ; *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr.*, n° 5, p. 703.
- G. BERTRAND et H. AGULHON, 1912 - Sur la présence normale du bore chez les animaux ; *C. R. Acad. Sci.*, 155, pp. 248-251.
- G. BERTRAND et H. AGULHON, 1913 a - Sur la présence du bore dans la série animale ; *C. R. Acad. Sci.*, 156, pp. 732-735.
- G. BERTRAND et H. AGULHON, 1913 b - Sur la présence du bore dans le lait et dans les œufs ; *C. R. Acad. Sci.*, 156, pp. 2027-2029.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1937 - Nouvelles déterminations de la teneur en bore des plantes cultivées sur le même sol ; *C. R. Acad. Sci.*, 204, pp. 1019-1021.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1938 - Sur la répartition du bore dans les organes du Lis blanc ; *C. R. Acad. Sci.*, 206, pp. 796-799.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1939 a - Sur la teneur du sol en bore ; *C. R. Acad. Sci.*, 208, pp. 1453-1456.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1939 b - Variation de la teneur en bore des feuilles avec l'âge ; *C. R. Acad. Sci.*, 209, pp. 136-139.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1939 c - La teneur en bore des feuilles dans la maladie du cœur de la betterave et d'autres plantes ; *C. R. Acad. Sci.*, 209, pp. 270-271.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1940 a - Répartition du bore dans les organes du Tabac des paysans ; *C. R. Acad. Sci.*, 210, pp. 70-73.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1940 b - Répartition du bore parmi les espèces végétales ; *C. R. Acad. Sci.*, 211, pp. 624-625.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1941 - Sur la teneur en bore dans des graines ; *C. R. Acad. Sci.*, 213, pp. 221-224.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1942 - Répartition du bore dans les diverses parties de la graine ; *C. R. Acad. Sci.*, 214, pp. 41-45.
- G. BERTRAND et L. SILBERSTEIN, 1958 - Sur la teneur en bore des graines du Caféier ; *C. R. Acad. Sci.*, 246, pp. 3193-3194.
- G. BERTRAND et H. de WAAL, 1936 - Sur la teneur comparative en bore des plantes cultivées sur le même sol ; *C. R. Acad. Sci.*, 202, pp. 605-609.
- E. V. BOBKOV et V. V. ZERLING, 1938 - Influence du bore sur le développement reproductif des plantes ; *Ann. Agr.*, 8, p. 174.
- J. BOESEKEN, 1949 - Use of boric acid for the determination of the configuration of carbohydrates ; *Advances in carbohydrate chemistry*, 4, pp. 189-210.
- J. BOESEKEN and H. WATERMANN, 1912 - The influence of boric acid and some other compounds on the development of *Penicillium glaucum* and *Aspergillus niger* ; *Folia microbiol.*, 1, n° 3, p. 17.

- R. BOUILLENNE et F.W. WENT, 1933 - Recherches expérimentales sur la néoformation des racines dans les plantules et les boutures de plantes supérieures (Substances formatrices de racines) ; *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg*, 43, pp. 25-202.
- D. BOYNTON, 1954 - Nutrition by foliar application ; *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 5, pp. 31-54.
- G.R. BRADFORD and R.B. HARDING, 1957 - A survey of microelements in leaves of 43 high producing orange orchards in Southern California ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 70, pp. 252-256.
- G.B. BRIGGS, 1943 - Effect of boron in the substrate on the rate of nitrate absorption and on nitrogen distribution in *Nasturtium* ; *Plant Physiol.*, 18, pp. 415-432.
- G. BRUHAT, 1942 - Cours de Physique Générale : Optique, Masson et Cie, Paris.
- A.B. BURREL, D. BOYNTON and A.D. CROWE, 1956 - Boron content of apple in relation to deficiency symptoms and to methods and timing of treatments ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 67, pp. 37-46.
- F.Y. BUZOVER, 1951 - Effect of Boron on accumulation of carbohydrates and enzymic activity of potato ; *Doklady Akad. Nauk S.S.S.R.*, 78, pp. 1239-1242 (cité Chilean Nitrate).
- F. CAUJOLLE et G. BERGAL, 1950 - Influence des acides borique et phenylborique sur la germination et le développement des plantules de quelques Dicotylédones ; *C. R. Acad. Sci.*, 231, pp. 1550-1552.
- F. CAUJOLLE et G. BERGAL, 1951 - Influence de l'acide α -naphtylborique sur la germination et le développement des plantules de quelques Dicotylédones ; *C. R. Acad. Sci.*, 232, pp. 109-110.
- F.B. CHANDLER, 1941 - Mineral nutrition of the genus *Brassica* with particular reference to boron ; *Maine Agric. Exp. Stat. Bull.*, 404, pp. 305-400 (cité Chilean Nitrate).
- CHILEAN NITRATE - Bibliography of the literature on the minor elements and their relation to plant and animal nutrition. 120 Broadway, New York 5, N. Y.
- W. CHORNEY and N.J. SCULLY, 1959 - An injection technique for efficient infiltration of compounds into plants ; *Proc. Int. Bot. Congress, Montreal*, p. 70.
- H.R. CIBES, E. HERNANDEZ and N.F. CHILDERS, 1955 - Boron toxicity induced in a New-Jersey peach orchard ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 66, pp. 13-20.
- G. CLULO and A. BERG, 1949 - Distribution of boron in the tissue of the apple-tree ; *Proc. W. Va. Acad. Sci.*, 18, pp. 43-49.
- E.G. CRIPPS, 1956 - Boron nutrition of the hop ; *J. Hort. Sci.*, 31 (1), pp. 25-34.
- P. CÜER et J.P. LONGCHAMP, 1951 - Etude de la réaction des neutrons thermiques sur le bore ; *C. R. Acad. Sci.*, 232, pp. 1824-1826.
- I. CURIE, 1946 - Sur la possibilité d'étudier l'activité des roches par l'observation des trajectoires des rayons α dans l'émulsion photographique ; *J. Phys. Radium, série VIII, t VII, n° 11*, pp. 313-319.
- A. CUSAMANO, 1925 - Effect of boron on plants ; *Staz. Sper. Agric. Ital.*, 58, N° 10-12, pp. 440-448.

- R. H. DASTUR and K. SINGH, 1953 - A study on the effect of trace elements on the growth and yield of american cottons ; *Ind. Cot. Growing Rev.*, 7, pp. 57-66.
- W. M. DAVIES, 1952 - Magnesium and micronutrients ; *Intern. Soc. of Soil Sci. Dublin*, Juillet 1952, pp. 136-151 (*Ann. Agr.*, 1953, n° 3, p. 459).
- A. C. DENNIS, 1942 - Boron deficiency in members of the cabbage family ; *The fertiliser, feeding stuffs and farm supplies journal*, 27, 41, 43, 55, 57.
- A. C. DENNIS and R. W. G. DENNIS, 1940-1941 - Boron and plant life. Developments in agriculture and horticulture ; *The fertilizer, feeding stuffs and farm supplies journal*, 13 et 27 Nov., 11 et 24 Dec., 1940, 8 et 22 Janv., 5 et 19 Feb. 1941.
- R. W. G. DENNIS, 1937 - The relation of boron to plant growth ; *Sci. progress.*, 32, pp. 58-69.
- W. T. DIBLE and K. C. BERGER, 1952 - Boron content of alfalfa as influenced by boron supply ; *Soil Sci. Soc. of Am. Proc.*, 16, n° 1, pp. 60-62 (*Ann. Agr.*, 1953, n° 1, p. 107).
- J. DJALILOV, 1955 - Essai de fumure extra radiculaire du cotonnier avec des oligoéléments ; *La culture du coton, Moscou* 8, pp. 41-43 (*Coton et fibres tropicales*, 1957, 2, p. 146).
- S. I. DOUGALEV, 1940 - The effect of boron and zinc salts on the content of glutathione and catalase in the blood ; *Uchenye Zapiski Vitebsk Veterinarnogo Inst.*, 7, pp. 267-274. (Cité Chilean Nitrate).
- W. M. DUGGER Jr, T. E. HUMPHREYS and B. CALHOUN, 1957 - The influence of boron on starch phosphorylase and its significance in translocation of sugars in plants ; *Plant Physiol.*, 32, pp. 364-370.
- J. J. DYAR and K. L. WEBB, 1961 - A relation between boron and auxin in ^{14}C translocation in bean plants ; *Plant Physiol.*, 36, pp. 672-676.
- F. M. EATON, 1940 - Interrelations in the effects of boron and indole acetic acid on plant growth ; *Bot. Gaz.*, 101, pp. 700-705.
- S. N. EDSON, A. F. NOVAK and F. B. SMITH, 1950 - A microbiological assay for available boron in soils ; *Soil Sci. Soc. Fla.*, 10, pp. 94-99. (Cité Chilean Nitrate).
- L. C. EDWARDS, 1956 - Autoradiography by neutron activation : the cellular distribution of boron 10 in the transplanted mouse brain tumor ; *Int. J. Appl. Rad. and isotopes*, 1, p. 184.
- E. T. ELTINGE, 1936 - Effect of boron deficiency upon the structure of *Zea mays* ; *Plant Physiol.*, 11, pp. 765-778.
- C. EYSTER, 1952 - Necessity of boron for *Nostoc muscorum* ; *Nature*, 170, p. 755.
- C. EYSTER, 1958 - The microelement nutrition of *Nostoc muscorum* ; *The Ohio Journal of Science*, 58 (1), pp. 25-33.
- H. FARAGGI, 1949 - La réaction $^{10}\text{B}(\text{n}, \alpha)^7\text{Li}$ et la relation parcours énergie pour les particules α d'énergie inférieure à 2 Mev ; *C. R. Acad. Sci.*, 229, pp. 1223-1225.
- H. FARAGGI, 1950 - Mesures précises de l'énergie des particules lourdes chargées, de faibles parcours, par imprégnation d'émulsions photographiques ; *Thèse, Sciences physiques, Paris*.

- H. FARAGGI, A. KOHN et J. DOUMERC, 1952 - Sur une technique autoradiographique par irradiation neutronique de mise en évidence du constituant boré dans les aciers au bore ; *C. R. Acad. Sci.*, 235, pp. 714-716.
- J.D. FERWERDA, 1959 - Growth, production and leaf composition of the Africa oil palm as affected by nutritional deficiencies ; *Abstracts of papers, Third colloquium on plant analysis and fertilizer problems, Ninth inter. Bot. Congress, Montreal 1959.* p. 3.
- R.H. FOLLIS, 1947 - The effect of adding B to a K deficient diet in the rat ; *Am. J. Physiol.*, 150, pp. 520-522 (cité Chilean Nitrate).
- W. FRÖMEL und A. AMBERGER, 1957 - Über die Boraufnahme von Zuckerrüben im Verlaufe einer Vegetationszeit ; *Sonderdruck aus der Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 78 (123), pp. 178-185.
- A. GARIN et M. THELLIER, 1958 a - Sur une méthode de microdétermination et de microdosage du bore dans une solution ou un tissu végétal par bombardement aux neutrons lents ; *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, 4, pp. 63-66.
- A. GARIN et M. THELLIER, 1958 b - Méthode de microdétermination et de microdosage de bore dans une solution ou un tissu végétal par activation aux neutrons et examen microscopique des autoradiographies ; *Bull. Micr. Appl.*, 8, pp. 129-148.
- J.A. GAST and T.G. THOMPSON, 1958 - Determination of alkalinity and borate concentration of sea water ; *Anal. chem.*, 30, n° 9, pp. 1549-1551.
- H.G. GAUCH, 1957 - Mineral nutrition of plants ; *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 8, pp. 31-64.
- H.G. GAUCH and W.M. DUGGER Jr, 1954 - The physiological action of Boron in higher plants, A review and interpretation ; *Ind Agr. Exp. Sta. Bull.*, A 80, pp. 1-43.
- F.C. GERRETSEN, 1953 - Some aspects of the microbiological determination of Mg, Cu, Zn, B ; *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr.*, n° 3, p. 459.
- F.C. GERRETSEN, and H. de HOOP, 1954 - Boron, an essential microelement for *Azotobacter Chroococcum* ; *Plant and soil*, 5 n° 4, pp. 349-367.
- V.F.C. GLASSTONE, 1947 - Inorganic micronutrients in tomato root tissue culture ; *Am. J. Bot.*, 34, pp. 218-224.
- C.J. GORTER, 1958 - Synergism of indole and indole 3 acetic acid in the root production of *Phaseolus* cuttings ; *Physiol. Plant.* 11, pp. 1-8.
- C. GOUCHER and R. Mc VICAR, 1951 - Inhibition of Dopa oxidase by borate ; *Proc. Okla. Acad. Sci.*, 32, pp. 67-69 (cité Chilean Nitrate).
- J. GOVAERTS, 1950 - Méthode de dosage du bore dans le pyrex basée sur la transparence aux neutrons thermiques ; *Experientia*, VI, 12, pp. 459-463.
- P.R. GOVINDAN, 1950 - Influence of boron on the yield and ascorbic acid content in the tomato fruit ; *Current. Sci., India*, 19, p. 319 (cité Chilean Nitrate).
- P.R. GOVINDAN, 1952 - Influence of boron on the yield and content of carbohydrate in Tomato fruits ; *Current Sci. India*, 21, pp. 14-15. (Cité Chilean Nitrate).
- R. GUILLIEN, 1960 - Physique nucléaire appliquée, Editions Eyrolles, Paris, p. 321.

- A. GUILLOT, 1960 - Essai sur la rhizogénèse dans les plantules étiolées et boutures de plantules étiolées de tomate ; *Thèse 3ème cycle, Paris*.
- A.R.C. HAAS, 1947 - Growth stimulation in Valencia orange trees on sour Orange rootstock by means of aluminum citrate ; *Calif. Citrograph.*, 32, 185, pp. 198-199 (cité Chilean Nitrate).
- A.R.C. HAAS and L.J. KLOTZ, 1931 - Some anatomical and physiological changes in citrus produced by boron deficiency ; *Hilgardia*, 5, pp. 175-197.
- B. HACCIIUS and D. MASSFELLER, 1961 - Über die Hemmung einzelner Blattanlagen an Caryophyllaceen - Sämlingen durch Phenylborsaure ; *Naturwissenschaften*, 48, pp. 577-578 (*Bull. sign. C.N.R.S.*, 23, 17, 2557).
- G.C. HANNA, 1950 - The desintegration of boron by slow neutrons ; *Phys. Rev.*, 80, pp. 530-534.
- A.B. HARDCASTLE and A.O. FOSTER, 1944 - Protective action of borax and related compounds in cecal coccidiosis of poultry ; *Proc. Helminthol. Soc. Washington D C*, 11, pp. 60-64 (cité Chilean Nitrate).
- R. HELLER 1953 - Recherches sur la nutrition minérale des tissus végétaux cultivés in vitro ; *Thèse. Sciences Naturelles, Paris*.
- T. HEMBERG, 1951 - Rooting experiments with hypocotyles of *Phaseolus vulgaris* ; *Physiol. Plant.*, 4, pp. 358-369.
- T. HEMBERG, 1953 - The effect of vitamin K and vitamin H' on the root formation in cutting of *Phaseolus vulgaris* ; *Physiol. Plant.*, 6, pp. 17-20.
- R. HENKEL, 1952 - Nutritional requirements of Marine Algae, particularly *Bangia Pumila* ; *Kieler Meeresforschungen*, 8, pp. 192-211 (cité Chilean Nitrate).
- E.J. HEWITT, 1951 - The role of the mineral elements in plant nutrition ; *Ann. Rev. Plant Physiol.* 2, pp. 25-52.
- E.J. HEWITT, 1952 a - The use of sand cultures for the study of mineral disorders, especially micronutrient deficiencies ; résumé *Ann. Inst. Nat. Rech. Agro.*, 1954, n° 3, p. 381.
- E.J. HEWITT, 1952 b - Sand and water culture methods used in the study of plant nutrition ; *Commonwealth agricultural bureaux, East Walling, Maidstone, Kent*.
- M. HILLERT, 1951 - Nuclear reaction radiography ; *Nature*, 168, pp. 39-40.
- J.A. HOBBS and B.R. BERTRAMSON, 1950 - Boron uptake by plants as influenced by soil moisture ; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 14, pp. 257-261.
- M. HOMES, J.R. ANSIAUX, G. VAN SCHOOR, 1953 - L'aquiculture ; 2ème édition, Bruxelles.
- S.L. HOOD, 1954 - Glutamic acid decarboxylase of squash and radish ; *Bot. Gaz.*, 116, pp. 86-92.
- E. HOVE, C.A. ELVEHJEM and E.B. HART, 1939 - Boron in animal nutrition ; *Am. J. Physiol.*, 127, pp. 689-701.
- H.S. ISBELL, J.F. BREWSTER, N.B. HOLT and H.L. FRUSH, 1948 - Behaviour of certain sugars and sugar alcohols in presence of tetra-borates, Correlation of optical rotation and compound formation, *U.S. Natl. Bur. Standards, Res. Paper*, 40, pp. 129-149.
- E.A. JAMALAINEN, 1950 - Maladies causées par la carence en bore des cultures finlandaises ; *Ann. Inst. Nat. Rech. Agro.* (2), p. 281.

- M.H. JAY, 1896 - Sur la dissémination de l'acide borique ; *Bull. Soc. Chim.*, XV, pp. 33-39.
- M.H. JAY et DUPASQUIER, 1895 a - Sur le dosage de l'acide borique ; *Bull. Soc. Chim.*, XIII, p. 877.
- M.H. JAY et DUPASQUIER, 1895 b - Sur le dosage de l'acide borique ; *C. R. Acad. Sci.*, 121, pp. 260-262.
- W. JENSEN, 1951 - Effect of boron on germination of flax seed and on respiration of flax seedlings ; *Bot. Gaz.*, 113, pp. 180-185.
- E.S. JOHNSTON and W.H. DORE, 1928 - The relation of boron to the growth of the tomato plant ; *Science*, 67, pp. 324-325.
- E.S. JOHNSTON and W.H. DORE, 1929 - The influence of boron on the chemical composition and growth of tomato plant ; *Plant Physiol.*, 4, pp. 31-62.
- E.S. JOHNSTON and P.L. FISHER, 1930 - The essential nature of boron to the growth and fruiting of the tomato fruit ; *Plant Physiol.*, 5, pp. 387-392.
- J.V. JORDAN and G.R. ANDERSON, 1950 - Effect of boron on Nitrogen fixation by *Azotobacter* ; *Soil Sci.*, 69, pp. 311-319.
- B. KESSLER, 1956 - The ability of higher plants to synthesize antimicrobial substances ; *Biol. Abst.*, 30 (2), p. 6051.
- R.M. KLEIN, 1951 - The relation of gas exchange and tyrosinase activity of tomato tissues to the level of boron nutrition of the plants ; *Arch. Biochem.*, 30, pp. 207-214 (cité Chilean Nitrate).
- A.M. KOFRANEK, O.R. LUNT and H.C. KOHL, 1956 - Tolerance of Poinsettias to saline conditions and high boron concentrations ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 68, pp. 551-555.
- A.M. KOFRANEK, O.R. LUNT and H.C. KOHL, 1957 - Tolerance of Gladioli to salinity and boron ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 69, pp. 556-560.
- H.C. KOHL, A.M. KOFRANEK and O.R. LUNT, 1956 - Effects of various ions and total salt concentrations on *Saintpaulia* ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 68, pp. 545-550.
- H.C. KOHL, A.M. KOFRANEK and O.R. LUNT, 1957 - Response of China Asters to high salt and boron concentrations ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 70, pp. 437-441.
- H.C. KOHL, O.R. LUNT and A.M. KOFRANEK, 1958 - Response of *Mathiola incana* to above normal boron supply ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 72, pp. 485-486.
- H.C. KOHL and J.J. OERTLI, 1961 - Distribution of boron in leaves ; *Plant Physiol.*, 36, pp. 420-424.
- R.W. KRAUSS, 1958 - Physiology of fresh water algae ; *Plant. Physiol.*, 9, pp. 207-244.
- R.W. KRAUSS and W.H. THOMAS, 1954 - The growth and inorganic nutrition of *Scenedesmus obliquus* in mass culture ; *Plant. Physiol.*, 29 (3), pp. 205-214.
- C.K. LABANAUSKAS, W.W. JONES and T.W. EMBLETON, 1959 a - Seasonal changes in concentrations of micronutrients (Zn, Cu, B, Mn, Fe) in leaves of Washington navel orange ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 174, pp. 300-307.

- C.K. LABANAUSKAS, W.W. JONES and T.W. EMBLETON, 1959 b - Seasonal changes of micronutrients in Washington navel orange leaves ; *Abstracts of papers - Third colloquium on plant analysis and fertilizer problems . Ninth international botanical congress, Montréal* p. 5.
- J. LAVOLLAY, 1956 - Les oligoéléments en relation avec la nutrition et la croissance des micro-organismes, spécialement des moisissures ; *Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia*, 14, pp. 133-169.
- G.L. LEAF, 1953 - Boron in relation to water balance in plants ; *Proc. Iowa Acad. Sci.*, 60, pp. 176-191 (cité Chilean Nitrate),
- C. LEBLOND (inédit) - Méthode de dosage du bore par la quinalizarine en milieu sulfurique.
- C.W. LEGGATT, 1948 - Germination of boron deficient peas ; *Sci. Agric.*, 28, pp. 131-139 (cité Chilean Nitrate).
- J. LEVITT and G.W. TODD, 1952 - Metal-protein complexes in the potato ; *Physiol. Plant.*, 5, pp. 419-429.
- E. LIBBERT, 1957 - Untersuchungen über die Physiologie der Adventivwurzelbildung. III Untersuchung der Hemmstoffe, mittels derer eine Wurzel die Adventivwurzelbildung beeinflusst ; *Zeitsch. f. Bot.*, 45, pp. 57-76.
- G.F. LIEBIG, A.P. VANSELOW and H.D. CHAPMAN, 1943 - Effect of Ga and In on the growth of citrus plants in solution cultures ; *Soil Sci.*, 56, pp. 173-185.
- J.C. LINGLE and R.L. CAROLUS, 1956 - Mineral nutrition of celery varieties with special reference to sodium and boron ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 68, pp. 309-317.
- M.P. LÖHNIS, 1937 - Plant development in the absence of boron ; *Rev appl. Mycol.*, 17, p. 343.
- B. LOWENHAUPT, 1942 - Nutritional effects of boron on growth and development of the sunflower ; *Bot. Gaz.*, 104, pp. 316-322.
- O.R. LUNT, H.C. KOHL and A.M. KOFRANEK, 1957 - Tolerance of Azaleas and Gardenias to salinity conditions and boron ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 69, pp. 543-548.
- A.C. Mc CLUNG and W.L. LOTT, 1956 - Mineral nutrient composition of peach leaves as affected by leaf age and position and the presence of a fruit crop ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 67, pp. 113-120.
- W.J. Mc ILRATH, inédit - Physiological functions of boron in plants ; a brief review of the present status of the field.
- W.J. Mc ILRATH and J.A. de BRUYN, 1956 - Calcium-Boron relationships in Siberian Millet ; *Soil Sci.*, 81, pp. 301-310.
- W.J. Mc ILRATH, J.A. de BRUYN and J. SKOK, 1960 - Influence of boron supply on the micronutrient élément content of *Setaria* shoots ; *Soil Sci.*, 89, pp. 117-121.
- W.J. Mc ILRATH and B.F. PALSER, 1956 - Response of tomato, turnip, cotton to variation in boron nutrition ; I. Physiological responses ; *Bot. Gaz.*, 118, pp. 43-52.
- W.J. Mc ILRATH, H. PRESLEY and B.F. PALSER, 1955 - Boron nutrition and carbohydrate metabolism of turnip and tomato plants ; *Plant Physiol.*, 30, suppl. p. XXXIII.

- W. J. Mc ILRATH and J. SKOK, 1957 - Influence of boron on the growth of *Chlorella* ; *Plant Physiol.*, 32, suppl. p. XXIII.
- W. J. Mc ILRATH and J. SKOK, 1958 - Boron requirement of *Chlorella vulgaris* ; *Bot. Gaz.*, 119, pp. 231-233.
- J. E. Mc MURTREY and H. B. ENGLE, 1953 - Effect of stable boron isotopes on growth of tobacco in solution culture ; *Plant Physiol.*, 28, pp. 127-130.
- R. Mc VICAR and R. H. BURRIS, 1948 - Relation of Boron to certain plant oxidases ; *Arch. Biochem.*, 17, pp. 31-39 (cité Chilean Nitrate).
- R. Mc VICAR and W. E. TOTTINGHAM, 1947 - A further investigation of the replacement of boron by indole acetic acid ; *Plant Physiol.*, 22, pp. 598-602.
- W. MAIER, 1938 - Die Notwendigkeit des Bors in der Pflanze ; *Ber. Deut. Chem. Ges.*, 56, pp. 84-100.
- W. MAIER, 1939 - Die Wirkung des Bors auf die Pflanze bei direkter Zufuhr von Borsäure zum Spross ; *Chronica Botanica*, 5, pp. 334-336.
- J. MAISTRE, 1956 - Contribution à l'étude de la nutrition minérale de l'arachide : la carence borique et ses effets (Analyse des plantes et problèmes de fumure minérale, I. R. H. O. Paris) ; *Oléagineux*, n° 10, p. 840.
- A. MALQUORI, G. STRAIDAIOLI et E. PERICI, 1952 - Boro assimilabile e teveno agrario ; *Annali delle sperimentazione agraria*, VI n° 3, pp. 571-589 (cité *Ann. Agr.*, 6, p. 977).
- R. MAROCKE, 1953 - Observations sur la répartition du bore chez le Houblon ; *C. R. Acad. Sci.*, 237, pp. 1770-1772.
- J. MARTELLY et P. SUE, 1946 - Sur une méthode de dosage de certains éléments basée sur la transparence aux neutrons ; *Bull. Soc. Chim. Fr.*, 5ème série, 13, pp. 103-106.
- G. MARTIN, 1954 - Etude sur la spécificité de la méthode de microdosage colorimétrique du bore par le chromotrope 2B en présence d'anhydride acétique ; *Bull. Soc. Chim. Biol.*, XXXVI, n° 4 et 5, pp. 719-729.
- D. N. MAYNARD, B. GERSTEN and L. F. MICHELSON, 1959 - The effect of boron nutrition on the occurrence of certain tomato fruit disorders ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 74, pp. 500-506.
- G. MAYR, H. D. BRUNER and M. BRUCER, 1953 - Boron detection in tissues using the (n, α) reaction ; *Nucleonics*, 11, pp. 21-25.
- P. MAZE, 1915 - Détermination des éléments minéraux rares nécessaires au développement du maïs ; *C. R. Acad. Sci.*, 160, pp. 211-214.
- S. MERRILL Jr, G. F. POTTER and R. F. BROWN, 1956 - Responses of mature tung trees on red bay soil to boron and magnesium ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 67, pp. 160-164.
- C. E. MINARIK and J. W. SHIVE, 1940 - The effect of boron in the substrate on calcium accumulation by soybean plants ; *Am. J. Bot.*, 26, pp. 827-831.
- J. W. MITCHELL, W. M. DUGGER and H. G. GAUCH, 1953 - Increased translocation of plant growth-modifying substances due to application of boron ; *Science*, 118, pp. 354-355.
- A. D. MOINAT, 1943 - Nutritional relationships of boron and I.A.A. in head lettuce ; *Plant Physiol.*, 18, pp. 517-523.

- F.H. MONTGOMERY, 1951 - The effect of boron on the growth and seed production of alsike clover ; *Canadian J. Bot.*, 29, pp.597-605.
- E.G. MULDER, 1948 - Investigations of the Nitrogene nutrition of pea plants ; *Plant and soil*, I, pp. 179-212 (cit  Chilean Nitrate).
- E.G. MULDER, 1950 - Mineral nutrition of plants ; *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 1, pp. 1-24.
- H.R. MURRAY, C.D. TAPER, T. PICKUP and A.N. NUSSEY, 1957 - Boron nutrition of softwood cuttings of geranium and currant in relation to root development ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 69, pp. 498-501.
- T.F. NEALES, 1959 a - The boron requirement of Flax roots grown in sterile culture ; *J. Exp. Bot.*, 10 n  30, pp. 426-436.
- T.F. NEALES, 1959 b - Effect of the boron supply on the sugars, soluble in 80 % ethanol, in flax seedlings ; *Nature*, 183, I, p. 483.
- T.F. NEALES, 1960 - Some effects of boron on root growth ; *Austral. J. Biol. Sci.*, 13, pp. 232-248.
- T.F. NEALES and R.W. HINDE, 1962 - A test of calcium-boron interaction hypothesis using the growth of the bean radicle ; *Physiol. Plant*, 15, pp. 217-228.
- G.L. NELJUBOVA, 1958 - R le du bore dans le m tabolisme phosphor  du tournesol ; *Izvest. timirjaz. selskokh Acad.*, SSSR, 3, pp. 167-176 (*Bull. Sign. C. N. R. S.*, 20, XI, 234121).
- N. NELSON, 1954 - A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose ; *J. Biol. Chem.*, 153, pp. 175-180.
- C. ODHNOFF, 1957 - Boron deficiency and growth ; *Physiol. Plant.*, 10, pp. 984-1000.
- J.C. O'KELLEY, 1957 - Boron effects on growth, oxygen uptake and sugar absorpition by germinating pollen ; *Am. J. Bot.*, 44, pp. 239-244.
- R.V. OLSON and K.C. BERGER, 1946 - Boron fixation as influenced by pH, organic matter content and other factors ; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 11, pp. 216-220.
- E. ORENT-KEILES, 1940 - The role of boron in the diet of the rat ; *Soc. Expt. Biol. and Med. Proc.*, 44 n  1, pp. 199-202 (cit  Chilean Nitrate).
- W. OTTING, 1951 - Boron contents and distribution of boron in various plants ; *Z. Pflanzenern hr, D ngung u. Bodenk* 55, pp. 235-247 (cit  Chilean Nitrate).
- N.R. PAGE and W.R. PADEN, 1949 - Differential response of snap beans, crimson clover, and turnips to varying rate of calcium and sodium borate on three soil types ; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 14, pp. 253 - 257.
- N.R. PAGE and W.R. PADEN, 1954 a - Boron supplying power of several South Carolina soils ; *Soil Sci.*, 77, (6), pp. 427-434.
- N.R. PAGE and W.R. PADEN, 1954 b - Less-soluble boron compounds show promise as fertilizer supplements ; *Agron. J.*, 46 (7), pp. 337-338.
- B.F. PALSER and W.J. Mc ILRATH, 1956 - Response of tomato, turnip and cotton to variation in boron nutrition. II-Anatomical responses ; *Bot. Gaz.*, 118, pp. 53-71.
- R.Q. PARKS, 1944 - The fixation of added boron by dunkirk fine sandy foam ; *Soil. Sci.*, 57, pp. 404-416.

- S. PATTANAÏK, 1950 - Effect of boron on the catalase activity of rice plant ; *Current Sci., India*, 19, pp. 153-154 (cit  Chilean Nitrate).
- J.R. PILAND, C.F. IRELAND and H.M. REISENAVER, 1944 - The importance of borax in legume seed production in the south ; *Soil Sci.*, 57, pp. 75-84.
- D.T. POPE and H.M. MUNGER, 1953 - Inheritance of susceptibility to boron deficiency in celery ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 61, pp. 481-486.
- H.J. PRESLEY and W.J. Mc ILRATH, 1956 - Effect of substrate hydrogen peroxide on growth of boron deficient plants ; *Illinois Acad. Sci. Transactions*, 49, pp. 36-42.
- H.S. REED, 1947 - A physiological study of boron deficiency in plants ; *Hilgardia*, 17, pp. 377-411.
- E. REEVE and J.W. SHIVE, 1944 - Potassium-boron and calcium-boron relationships in plant nutrition ; *Soil Sci.*, 57, pp. 1-14.
- S. REHM, 1937 - Der Einfluss der Bors ure auf Wachstum und Salzaufnahme von *Impatiens balsamina* ; *Jahrb. Wiss. Bot.*, 85, pp. 788-814.
- O.W. RICHARDS, 1934 - The analysis of growth as illustrated by yeast ; *Cold Spring Harbor Symposia*, 2, 157-166 (cit  Chilean Nitrate).
- R.N. ROBERTSON, 1951 - Mechanism of absorption and transport of inorganic nutrients in plants ; *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 2, pp. 1-24.
- A.J. ROSENBERG, 1946 - Action du bore et du m-inositol sur *Clostridium saccharobutyricum* ; *C. R. Acad. Sci.*, 222, pp. 1310-1311.
- A.J. ROSENBERG, 1948 - Influence des l-, d-inositols et de quelques d riv s pyroniques sur des cultures du *Clostridium saccharobutyricum* inhib es par le malonate ; *C. R. Soc. Biol.*, CXLII, pp. 443-444.
- K.H. SCH TTE, 1959 - Micronutrient deficiency and transpiration in *Tropaeolum majus* L. ; *J. exp. Bot.*, vol. 10, n  30, pp. 443-447.
- E.G. SCOTT, 1960 - Effect of supra optimal boron levels on respiration and carbohydrate metabolism of *Helianthus annuus* ; *Plant Physiol.*, 35, 653-661.
- L.E. SCOTT, 1944 - Boron nutrition of the grape ; *Soil Sci.*, 57, pp. 55-65.
- I.W. SELMAN. J.R. REES and J. DILNOT, 1954 - Lib ration of boron from pyrex and hysil glass in relation to plant growth in water culture ; *Nature*, 173, pp. 957-958.
- V.L. SHELDON, 1951 - Biosynthesis of amino-acide according to soil fertility-I. Tryptophane in forage crops ; *Plant and soil*, 3, pp. 33-40.
- M.Ya. SHKOL'NIK, 1947 - The minor element problem in the light of the newest data ; *Priroda*, n  9, pp. 42-49 (cit  Chilean Nitrate).
- M.Ya. SHKOL'NIK, 1950 - Entry of phosphorus and potassium into plants at different temperatures, in plants differing in boron requirements ; *Doklady Akad. Nauk S.S.S.R.*, 72, pp. 1171-1174 (cit  Chilean Nitrate).
- M.Ya. SHKOL'NIK and S.A. ABDURASHITOV, 1958 - The influence of microelements on the synthesis and translocation of carbohydrates ; *Am. Inst. Biol. Sci.*, pp. 395-401.
- M.Ya. SHKOL'NIK and R.A. AZIMOV, 1959 - Foliar microelement nutrition as a means for increasing yields and improving the quality of strawberry fruit ; *Am. Inst. Biol. Sci.*, pp. 113-117.

- E.C. SISLER, W.M. DUGGER Jr and H.G. GAUCH, 1956 - The role of boron in the translocation of organic compounds in plants ; *Plant, Physiol.*, 31, 1, pp. 11-17.
- J. T. SKINNER and J.S. Mc HARGUE, 1945 - Responses of rat to boron supplements when fed rations low in potassium ; *Am. J. Physiol.*, 143, n° 3, pp. 385-390.
- J. SKOK, 1941 - Effect of boron on the growth and development of the radish ; *Bot. Gaz.*, 103, pp. 280-294.
- J. SKOK, 1957 a - The substitution of complexing substances for boron in plant growth ; *Plant Physiol.*, 32, n° 4, pp. 308-312.
- J. SKOK, 1957 b - Relationship of boron nutrition to radiosensitivity of Sunflower plants ; *Plant Physiol.*, 32 n° 6, pp. 648-658.
- J. SKOK, 1958 - The role of boron in the plant cell ; *Trace elements, Academic Press inc., New-York 3, New-York.*
- J. SKOK and W.J. Mc ILRATH, 1957 - Distribution of boron in the plant cell in relation to boron deficiency and boron availability ; *Plant Physiol.*, 32, supplement, p. XXIII.
- J. SKOK and W.J. Mc ILRATH, 1958 - Distribution of boron in cells of dicotyledonous plants in relation to growth ; *Plant Physiol.*, 33 n° 6, pp. 428-431.
- F.W. SMITH, 1948 - Some relationships of boron to the growth of legumes on Southernstern Kansas soils ; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 13, pp. 358-361.
- H. J. SMITH, W.J. Mc ILRATH, L. BOGORAD, 1957 - Some effects of iron deficiency on flowering of the *Xanthium* ; *Bot. Gaz.*, 118, pp. 174-179.
- M.E. SMITH, 1944 - The role of boron in plant metabolism ; *Aust. J. Expt. Biol. Med. Sci.*, 22, pp. 257-263.
- A. L. SOMMER and H. SOROKIN, 1928 - Effects of the absence of boron and some other essential elements on the cell and tissue structure of the root tips of *Pisum sativum* ; *Plant Physiol.*, 3, pp. 237-254.
- A. R. SPURR, 1957 - Boron in morphogenesis of plant cell walls ; *Science*, 126, pp. 78-80.
- R. A. STEINBERG, 1938 - The essentiality of gallium to growth and reproduction of *Aspergillus niger* ; *J. of Agric. Res.*, 57, n° 8 (cité Chilean Nitrate).
- R. A. STEINBERG, 1945 - Use of microorganisms to determine essentiality of minor elements ; *Soil Sci.*, 60, pp. 185-189.
- R. A. STEINBERG, 1946 - Mineral requirement of *Lemna minor* ; *Plant Physiol.*, 21, pp. 42-48.
- R. A. STEINBERG, 1949 - Explanation of symptom formation in Tobacco with frenching and mineral deficiency ; *Science*, 110, pp. 714-715.
- R. A. STEINBERG, 1955 - Effect of boron deficiency on nicotine formation in Tobacco ; *Plant Physiol.*, 30, pp. 84-86.
- R. A. STEINBERG and R. N. JEFFREY, 1956 - Effect of micronutrient deficiencies on nicotine formation by Tobacco in water-culture ; *Plant Physiol.*, 31, pp. 377-382.
- T. STONIER, 1954 - Studies on Crown gall ; *Thesis, Osborne botanical lab., Yale University, New-Haven, Connecticut, U.S.A.*

- B.E. STRUCKMEYER and R. Mc VICAR, 1948 - Further investigations on the relation of photoperiod to the boron requirement of plants ; *Bot. Gaz.*, 109, pp. 237-249.
- P. SUE et J. MARTELLY, 1946 - Application à certains éléments de la méthode de dosage par transparence aux neutrons thermiques ; *Bull. Soc. Chim. Fr.*, 89, pp. 410-412.
- C.B. SULOCHANA, 1952 - Soil conditions and root diseases. VII-Responses of Cotton plants to microelement amendements and its relation to disease development ; *Proc. Indian Acad. Sci.*, 36 B, pp. 234-242 (cité Chilean Nitrate).
- C.D. TAPER, H.R. MURRAY and J.E. KENNEDY, 1957 - Magnesium, calcium and boron nutrition of the strawberry in relation to black rot disease ; *Canadian J. Plant. Sci.*, 37, pp. 167-175.
- J. TAVERNIER et P. JACQUIN, 1949 - Assimilation et fixation de bore par le Pommier. Fumure boratée appliquée par pulvérisations ; *C. R. Acad. Agric.*, 35, pp. 275-279.
- J.D. TERESI, E. HOVE, C.A. ELVEHJEM and E.B. HART, 1944 - Boron in the nutrition of the rat ; *Am. J. Physiol.*, 140, pp. 513-518.
- E.F. TERROINE et A. COLIN, 1926 - Données numériques de biologie, de physiologie et de chimie végétale. Tables annuelles de constantes et de données numériques ; *Gauthiers-Villars, Paris*.
- M. THELLIER, 1959 a - La nutrition en bore, spécialement par voie foliaire, chez *Raphanus sativus* L. ; *Thèse de 3ème cycle, Paris*.
- M. THELLIER, 1959 b - Influence de la température sur les effets de la carence en bore chez *Raphanus sativus* L. ; *Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég.*, 5, pp. 62-63.
- M. THELLIER, 1959 c - Pénétration et transport du bore fourni en application foliaire, utilisant l'isotope stable 10 comme traceur ; *Proc. IX Int. Bot. Cong.*, II, p. 396.
- M. THELLIER, 1961 - Alimentation foliaire en bore de *Raphanus sativus* L. ; *Plant analysis and fertilizer problems*, Copyright by Am. Inst. of Biol. Sci. pp. 297-299.
- R. THOMPSON and R. MONK, 1956 - Boron and flue curred tobacco ; *New-Zeal. J. Sci. Technol.*, 38, pp. 326-331 (cité *Biol. Abst.*, 1957, n° 11865).
- J.G. TORREY, 1956 - Chemical factors limiting lateral root formation in isolated pea roots ; *Physiol. Plant.*, 9, pp. 370-388.
- K. TORSELL, 1956 - Chemistry of Arylboric acids. VI-Effects of Arylboric acids on wheat roots and the role of boron in plants ; *Physiol. Plant.*, 9, pp. 652-664.
- E. TRUOG, 1946 - Soil reaction influence on availability of plant nutrients ; *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 11, pp. 305-308.
- J. VOICU, 1924 - Influence de l'humus sur la sensibilité d'*Azotobacter chroococcum* vis-à-vis du bore ; *C. R. Acad. Sci.*, 175, pp. 317-319.
- J.C. WALKER, 1944 - Histologic pathologic effects of boron deficiency ; *Soil Sci.*, 57, pp. 51-54.
- A. WALLACE and F.E. BEAR, 1949 - Influence of potassium and boron on nutrient element balance and growth of ranger alfalfa ; *Plant Physiol.*, 24, pp. 664-680.

- T. WALLACE, 1950 - Trace elements in plant physiology ; *Waltham, Mass. U.S.A. Chronica botanica company.*
- T. WALLACE, 1951 - The diagnosis of mineral deficiencies in plants by visual symptoms ; *London, his Majesty's stationery office.*
- K. WARINGTON, 1923 - The changes induced in the anatomical structure of *Vicia faba* by the absence of boron from the nutrient solution ; *Ann. Bot.* 37, pp. 629-673.
- R. WATANABE, W.J. Mc ILRATH, J. SKOK, W. CHORNEY, S.H. WENDER, 1961 - Accumulation of Scopoletin glucoside in boron deficient Tobacco leaves ; *Arch. Biochem. Biophys.*, 94, pp. 241-243.
- C.J. WEISER, 1959 - Effect of boron on the rooting of *Clematis* cuttings ; *Nature*, 183, pp. 559-560.
- P.R. WHITE, 1951 - Nutritional requirements of isolated plant tissues and organs ; *Ann. Rev. Plant Phys.*, 2, pp. 231-244.
- W.J. WHITTINGTON, 1957 - The role of boron in plant growth. I-The effect on general growth, seed production, and cytological behaviour ; *J. Exp. Bot.*, 8, pp. 353-367.
- W.J. WHITTINGTON, 1959 - The role of boron in plant growth. II-The effect on growth of the radicle ; *J. Exp. Bot.*, 10 ; pp. 93-103.
- E. WICKERS, A.N. FINN, W.S. CLABAUGH, 1941 - Comparative tests of chemical glassware ; *U. S. Natl. Bur. Standards, Res. papers*, p. 1394.
- C.E. WILDON, C.L. HAMMER, S.T. BASS, 1957 - The effect of 2-4 dichlorophenoxyacetic acid on the accumulation of mineral elements in Tobacco plants ; *Plant Physiol.*, 32, pp. 243-244.
- R.D. WILLIAMS, 1951 - The effects of deficiencies of several trace elements on timothy (*Phleum pratense* L.) grown in solution culture ; *Plant and Soil*, 3, pp. 257-266.
- C.M. WILSON, 1961 - Cell wall carbohydrates in tobacco pith parenchyme as affected by boron deficiency and by growth in tissue culture ; *Plant Physiol.*, 36, pp. 336-341.
- M.E. WINFIELD, 1945 a - The role of boron in plant metabolism : II, An account of some attempt to isolate boron complexes from plant tissues ; *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 23, pp. 111-117
- M.E. WINFIELD, 1945 b - The role of boron in plant metabolism : III-The influence of boron on certain enzyme system ; *Austral. J. Exp. Biol. Med. Sci.*, 23, pp. 267-272.
- M. YAMAGUSHI, F.D. HOWARD and P.A. MINGES, 1958 - Brown checking of celery, a symptom of boron deficiency : III-Effect of K, N and B in culture solution on the physiological disorder and nutrient uptake ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 71, pp. 455-467.
- M. YAMAGUSHI and P.A. MINGES, 1956 - Brown checking of celery, a symptom of boron deficiency : I-Field observations, variety susceptibility and chemical analyses ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 68, pp. 318-328.
- M. YAMAGUSHI, P.A. MINGES and J.E. KNOTT, 1957 - Brown checking of celery, a symptom of boron deficiency : II-Effect of high nitrogen and high potassium fertilization ; *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 69, pp. 448-454.

SOMMAIRE

	Pages
<u>INTRODUCTION</u>	3
<u>HISTORIQUE</u>	5
I - DISTRIBUTION DU BORE CHEZ LES ETRES VIVANTS	5
A - Distribution du bore chez les animaux et les Cryptogames ...	5
a) Les animaux	5
b) Les Cryptogames	6
B - Distribution du bore chez les Phanérogames	6
1/ Répartition du bore entre les espèces	6
2/ Teneurs comparées des différentes parties d'une plante ...	6
a) Distribution du bore entre organes ou fragments d'organes .	7
b) Répartition du bore entre les constituants cellulaires ...	7
c) Recherche de composés organiques naturels contenant du bore	7
3/ Influence de la teneur en bore du milieu nutritif	7
a) Bore total dans la plante	7
b) Bore dialysable et non dialysable	8
4/ Influence des diverses caractéristiques du milieu	8
5/ Variations saisonnières	8
6/ Relations avec certains troubles du développement	9
II - IMPORTANCE DU BORE DANS LA NUTRITION MINERALE ...	9
A - Cas des organismes non Angiospermes	9
1/ Utilité du bore pour les animaux	9
2/ Utilité du bore pour les Bactéries	10
3/ Utilité du bore pour les Champignons	10
4/ Utilité du bore pour les Algues	10
B - Cas des Angiospermes	11
1/ Nécessité du bore	11
a) Mise en évidence expérimentale	11
b) Carences naturelles	11
2/ Symptômes morphologiques de la carence	12
3/ Troubles physiologiques associés à la carence	13
4/ Autres caractéristiques de la carence en bore	14
a) Réversibilité	14
b) Spécificité	14
c) Héritéité de la sensibilité à la carence en bore	14

	Pages
5/ Couverture des besoins en bore	14
a) Excès de bore	14
b) Milieu optimum	15
c) Possibilités d'utilisation du bore antérieurement absorbé	15
III - HYPOTHESES RELATIVES AU MODE D'ACTION DU BORE ...	15
1/ Fonctionnement des diastases	15
2/ Fonctionnement des substances de croissance	16
3/ Métabolisme du mésoinositol	16
4/ Régulation du métabolisme minéral	16
5/ Affinité pour les groupements alcool	16
a) Transport des sucres	17
b) Fonctionnement des glucoses phosphates	18
c) Synthèse des substances pectiques	18
6/ Métabolisme azoté	18
<u>PREMIERE PARTIE : TECHNIQUES</u>	19
I - PREPARATION DU MATERIEL VEGETAL	21
A - Homogénéité génétique	21
B - Conditions de développement	21
1/ Préparation des populations végétales d'expérience	21
2/ Contrôle des conditions de climat	22
a) Cultures en caissons	22
b) Cultures en bacs	23
3/ Milieux de culture	23
4/ Obtention de solutions nutritives privées de bore	25
a) Elimination du bore	25
b) Lutte contre la contamination	25
c) Efficacité des techniques précédentes	26
II - TECHNIQUES PHYSIOLOGIQUES ET BIOCHIMIQUES DIVERSES ..	26
1/ Alimentation effectuée par d'autres voies que la racine ...	26
2/ Observations morphologiques	26
3/ Mesures de respiration	27
4/ Dosages de sucres	27
III - ANALYSE ET LOCALISATION DU BORE DANS LES TISSUS ET EXTRAITS VEGETAUX	27
A - Techniques colorimétriques	27
1/ Méthode à la Quinalizarine (adaptée par Leblond)	27
2/ Méthode de Martin	27
B - Réaction nucléaire ^{10}B -neutrons lents	27
1/ Principe de la méthode	28
2/ Dosage du bore en solution	29
a) Etablissement de la formule de base	29
b) Calcul du rendement de comptage R(e)	31
3/ Microlocalisation du bore dans un tissu végétal	38
a) Calcul des teneurs en bore	38
b) Préparation des échantillons	43
c) Contact échantillon-émulsion	45

	Pages
4/ Remarques complémentaires	47
a) Expression des résultats	47
b) Limite de la précision du dosage	48
<u>DEUXIEME PARTIE : RESULTATS</u>	49
<u>Chapitre I - REPARTITION DU BORE CHEZ LES ETRES VIVANTS.</u>	51
I - TENEURS EN BORE DE DIFFERENTS TISSUS VIVANTS	51
A - Résultats expérimentaux	51
B - Discussion	51
1/ Répartition du bore chez les Angiospermes	51
2/ Répartition du bore chez les Cryptogames	56
3/ Répartition du bore chez les animaux	56
II - LOCALISATION ET MOUVEMENTS DU BORE DANS LES TISSUS.	56
A - Localisation du bore dans les tissus	57
1/ Répartition du bore dans les feuilles	57
2/ Répartition du bore entre les divers organes	59
a) Etude d' <i>Helianthus annuus</i>	60
b) Etude de <i>Raphanus sativus</i>	60
B - Microlocalisation du bore dans la plante	62
1/ Microlocalisation du bore au niveau cellulaire	62
a) Echantillons incinérés	63
b) Echantillons non incinérés	63
2/ Recherche de composés organiques naturels contenant du bore	63
C - Mouvements de bore dans les plantes	66
1/ Modifications de la nutrition réalisées par voie radicale ..	66
a) Passage aux conditions d'excès	66
b) Passage aux conditions de carence	68
2/ Modifications de la nutrition en bore réalisées par une autre voie que la racine	69
a) Résumé des recherches antérieures	69
b) Recherches récentes effectuées à l'aide de dépôts de gouttes	69
c) Recherches menées avec des techniques autres que celle des gouttes	72
3/ Echanges de bore entre organes	73
a) Mise en évidence	73
b) Influence des sucres sur la migration du bore	75
<u>Chapitre II - BESOINS EN BORE DES VEGETAUX</u>	77
I - ETUDE DES ANGIOSPERMES	77
A - Angiospermes dicotylédones	77
1/ Etude préliminaire (optimum, excès, carence)	77
a) Courbes d'action du bore	77
b) Symptômes d'excès en bore	77
c) Symptômes de carence	79
2/ Traitement de la carence	83

	Pages
a) Traitement de la carence par l'intermédiaire du milieu ..	83
b) Traitement de la carence par alimentation foliaire	86
3/ Influence des conditions générales ambiantes sur les besoins en bore	86
a) Photopériode et température	86
b) Conditions antérieures de nutrition en bore	90
4/ Influence de la nutrition en bore sur l'initiation des organes ..	90
a) Initiation des feuilles et des bourgeons de tige	90
b) Initiation des racines	91
c) Initiation des fleurs	93
5/ Influence de la nutrition en bore sur la tumorigénèse	95
a) Importance de l'alimentation en bore sur le développement des tumeurs	95
b) Influences respectives de la nutrition en bore et de l'état des apex sur la tumorigénèse	96
c) Influences respectives du bore sur l'initiation et le développement des tumeurs	97
B - Angiospermes monocotylédones	99
1/ Premiers essais de culture de Monocotylédones aquatiques.	99
a) Etude d' <i>Helodea crispata</i>	99
b) Etude de <i>Ceratophyllum demersum</i>	99
2/ Influence de la nutrition en bore sur le développement de <i>Lemna minor</i>	99
II - ETUDE DES CRYPTOGAMES	101
A - Cultures de Champignons	102
B - Cultures d'Hépatiques	103
1/ Cultures de <i>Marchantia polymorpha</i>	103
2/ Cultures de <i>Riccia fluitans</i>	103
a) Première culture	103
b) Deuxième culture	105
C - Cultures de Mousses	107
D - Cultures de Sélaginelles	107
E - Cultures de Fougères	108
1/ Cultures de <i>Marsilia quadrifolia</i>	108
2/ Cultures d' <i>Azolla filiculoides</i>	108
Chapitre III - ETUDE EXPERIMENTALE DE THEORIES CLASSIQUES SUR LES FONCTIONS DU BORE	113
A - Métabolisme du Mésoinositol	113
1/ Apport de mésoinositol à la solution nutritive	113
a) Durée de vie et développement des racines	113
b) Initiation des racines	114
2/ Injection de mésoinositol dans les tiges	115
B - Transport des sucres	116
1/ Apport de sucres aux sujets carencés en bore	116
2/ Etude de la respiration des racines	116
3/ Analyse de la teneur en sucres des racines	118
4/ Réalisation de carences en sucre dans la plante	120
5/ Mesure de l'influence directe de la carence en bore sur le passage des oses à travers la membrane cellulaire	121

CONCLUSIONS GENERALES

I - PROBLEMES TECHNIQUES ET METHODOLOGIQUES	123
II - RESULTATS	125
A - Répartition et migrations du bore	125
B - Nécessité et rôle physiologique du bore	128
C - Mécanisme de l'action du bore	130
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	137
<u>SOMMAIRE</u>	151



DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté

VOIES DE SYNTHESSES DES HOLOSIDES ET DES COMPOSES PECTIQUES
DANS LE CAS DES PLANTES SUPERIEURES. ENZYMES INTERVENANT
DANS CES SYNTHESSES.

Vu et approuvé
Paris, le 12 décembre 1962
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Marc ZAMANSKY

Vu
et Permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie
de Paris,
Jean ROCHE



IMP. LOUIS-JEAN — GAP

Dépôt légal n° 29 — 1963

